Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs... Vererbungsle... ...

Oscar Hertwig



DER KAMPF UM KERNFRAGEN DER ENTWICKLUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE

VON

OSCAR HERTWIG

DIRECTOR

D. ANAT.-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER BERLINER UNIVERSITÄT





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1909

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1

I. Abschnitt. Die modernen Grundlagen für eine Entwicklungs- und Vererbungstheorie 5

Die Theorie der Präformation 17

Die Theorie der Epigenese 19

Die geschlechtliche Zeugung 22

Nägelis Idioplasmatheorie 25

Hertwig-Strasburgers Hypothese von der Lokalisation des Idioplasma in den Kernsubstanzen 27

Begründung.

1) Aequivalenz von Ei- und Samenkern 28

2) Proportionales Kernwachstum 29

3) Verhütung der Summierung der Erbmassen. Reduktionsproblem 31

4) Reduktion bei der Bastardzeugung 34

5) Vegetative Befruchtung 36

6) Verbreitung der Befruchtungs- und Reduktionsvorgänge im Organismenreich 37

7) Verhältnis des Protoplasma zur Kernsubstanz . . . 37

II. Abschnitt. Einwände und ihre Besprechung 43

Erste Gruppe der Einwände gegen die Annahme einer besonderen Vererbungssubstanz 44

Lokalisationsproblem 46

Zweite Gruppe der Einwände 55

Unterschiede zwischen biologischer und chemisch-physikalischer Forschungsrichtung 56

Chemische Konstitution und biologische Organisation des Stoffes. (Chemische und biologische Verbindungen) 60

Seite
Chemische und morphologische Methoden 64
Physik und Physiologie 73
Uebereinstimmender Standpunkt von Claude Bernard, C. E. v. Baer, Pfeffer, K. Rabl 78
Verhältnis zum Vitalismus 80
Dritte Gruppe der Einwände 81
Theorie der organbildenden Substanzen 81
Theorie von Sachs 82
Theorie von Conklin 83
Theorie von Karl Rabl 85
Zurückweisung der Theorie der organbildenden Substanzen . 90

Ergänzende Zusätze zum Haupttext 100
Erster Zusatz zu p. 12 100
Die Lehre von der Artzelle und vom ontogenetischen Kausalgesetz.
Zweiter Zusatz zu p. 13 102
Die Stellung und Bedeutung der Zelle im Organismus. Unterschied zwischen Bausteintheorie und biologischer Verbindung.
Dritter Zusatz zu p. 16 105
Weismanns Keimplasmatheorie.
Vierter Zusatz zu p. 36 107
Veränderung der Idioplasmen bei der Reduktion. Selbständigkeit und Mischbarkeit der erblichen, elementaren Anlagen.
Fünfter Zusatz zu p. 54 107
Rolle des Protoplasma bei der Vererbung.
Sechster Zusatz zu p. 54 109
Die Mitochondrien als Träger erblicher Anlagen.
Siebenter Zusatz zu p. 57 109
Kritik von J. Loebs „chemischer Befruchtung“.
Achter Zusatz zu p. 85 113
Conklins widerspruchsvolle Stellung zur „Nuclear inheritance theory“.
Neunter Zusatz zu p. 86 114
Die „Isotropie des Protoplasma“.

Literaturverzeichnis 120

Noch zu keiner Zeit ist über die Grundprobleme der Entwicklung und Vererbung so viel gearbeitet und geschrieben worden wie in dem letzten Jahrzehnt. Von den verschiedensten Richtungen her sucht man ihnen näher zu treten. Einen Teil der Forscher beschäftigt die Frage nach dem Wesen der Vererbungssubstanz, nach dem Träger der vererbbaren Eigenschaften. Immer mehr häufen sich daher die mikroskopischen Untersuchungen, die den Bau der Geschlechtsprodukte, die Ei- und Samenreife, den Befruchtungsprozeß und die anschließenden Entwicklungsstadien bis ins feinste, unseren Hilfsmitteln zugängliche Detail genauer zu erforschen suchen; fast aus allen Arbeiten blickt die Absicht hervor, diese oder jene allgemeine Hypothese zu stützen oder zu widerlegen.

Andere Forscher versuchen auf experimentellem Wege in das Vererbungsproblem einzudringen. Es gilt die alte Streitfrage zu entscheiden, ob Eigenschaften, die erst von den Eltern während ihres individuellen Lebens erworben worden sind, auch auf ihre Nachkommen durch die Geschlechtsprodukte übertragen oder vererbt werden können, und wenn dies möglich ist, auf welchem Wege es geschieht.

Noch mehr aber haben die von Mendel (1865) entdeckten, aber lange Zeit unbeachtet gebliebenen Bastardierungsregeln plötzlich zu zahlreichen neuen Untersuchungen über Bastardzeugung Veranlassung gegeben und sowohl auf pflanzlichem wie tierischem Gebiete sehr wichtige neue Ergebnisse geliefert.

Mit vollem Recht hat daher Conklin (1908) einen soeben in der Science erschienenen kurzen Artikel: The mechanism of heredity,

mit dem Ausspruch begonnen: „Heredity is to-day the central problem of biology."

In einer dritten Richtung endlich ist man bemüht, durch Experimente das kausale Verständnis der Vorgänge zu fördern, durch welche sich aus der Eizelle, als der Anlage, der von ihr so verschiedene, fertig ausgebildete Organismus mit seinen sichtbaren Merkmalen entwickelt.

Trotz dieser vielseitigen und zum Teil auch recht erfolgreichen Bemühungen gehen die Meinungen über manche Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre noch ebensoweit wie früher auseinander, ja es könnte sogar scheinen, als ob in manchen Beziehungen mit dem Anwachsen der Literatur sich die gegensätzlichen Anschauungen noch vermehrt und verschärft hätten.

Da sich das schwierige und vielseitige Problem von verschiedenen Standpunkten aus betrachten läßt, kann es nicht wunder nehmen, daß, wie die Anzahl der sich mit ihm beschäftigenden Forscher, so auch die Zahl der Meinungen von Jahr zu Jahr gewachsen ist. Jeder hat das berechtigte Bestreben, sich in seiner Weise die zahlreichen Tatsachen zurecht zu legen, zu allgemeinen Schlüssen zu verwerten und Hypothesen zu bilden, die sich bald auf größere, bald auf kleinere Gruppen der zu erklärenden Tatsachen beziehen und dementsprechend bald allgemeiner, bald mehr spezieller Art sind. So sind denn proportional dem zunehmenden Interesse am Gegenstand zahlreiche Hypothesen der allerverschiedensten Art auf dem Boden des Vererbungsproblems emporgeschossen. Hypothesen aber rufen leicht auch Widerspruch hervor, der sich teils in einfacher Negation, teils in neuen Hypothesen äußern kann. Daher wird man es begreiflich finden, daß es auch an mehr oder minder berechtigter Kritik nicht gefehlt hat, und daß dieselbe ebenfalls mit dem Wachstum des Hypothesengebäudes gewachsen ist.

Seit mehr als 30 Jahren stehe ich selbst mitten in der eben gezeichneten Bewegung und habe die neuen Errungenschaften und den Wechsel der Meinungen mit leicht erklärlichem Interesse verfolgt. Manchen Baustein habe ich selbst behauen und dem Gebäude eingefügt, auch diese und jene Hypothese aufgestellt. Die meisten

der von mir entdeckten Erscheinungen sind mittlerweile zum gesicherten Bestand der Wissenschaft geworden: meine Angaben über den Verlauf des Befruchtungsprozesses, über die Verschmelzung von Ei- und Samenzelle, von Ei- und Samenkern, über Erscheinungen, die in der Folgezeit als gesetzmäßig für das gesamte Organismenreich dank dem intensiven und oft mühsamen Studium der Zoologen, Botaniker und Protistenforscher festgestellt worden sind. Zum gesicherten Bestand rechne ich ferner auch die Lehre, daß die Richtungskörper Zellen sind und sich durch Teilung unter Karyokinese aus der Eimutterzelle bilden, daß der Eireife eine Samenreife im Verlaufe der Spermiogenese entspricht und daß die 3 Polzellen als rudimentäre Eier und das reife Ei den 4 reifen Samenkörpern, die aus einer Spermatocyte abstammen, gleichwertig sind, daß bei der Samenreife eine Reduktion der Kernsubstanz in der gleichen Weise wie bei der Eireife stattfindet, daß normalerweise nur eine Samenzelle das Ei befruchtet und zu normaler Entwicklung veranlaßt, daß endlich auch der Samenfaden entwicklungsfähig wird, wenn ihm der Experimentator Gelegenheit bietet, in kernloses Protoplasma einzudringen, welches man von einem reifen Ei derselben Tierart abgetrennt hat. Dieser Vorgang ist später als männliche Parthenogenese bezeichnet worden.

Den von mir aufgestellten Hypothesen, welche aus den ermittelten Tatsachen abgeleitet worden sind, haben sich viele Forscher entweder ganz oder mit Vorbehalten und Modifikationen angeschlossen, ein kleinerer Teil hat sich ablehnend verhalten oder hat andere Hypothesen an ihre Stelle gesetzt. Auf diese und auf verschiedene, hie und da gemachte Einwürfe einzugehen, habe ich meist unterlassen, weil ich der Ansicht bin, daß im natürlichen Entwicklungsgang einer Wissenschaft sich manche Zeit- und Streitfragen durch Entdeckung neuer Tatsachen und Zusammenhänge von selbst erledigen. Auch sind nach meiner Meinung Hypothesen, weil sie eben Hypothesen sind, dazu da, daß ihnen widersprochen wird, oder daß sie durch bessere ersetzt werden. Wenn ich daher jetzt trotzdem das Wort ergreife, so müssen dazu für mich besondere Beweggründe vorliegen. Es sind in der Tat ihrer drei:

Einmal werden mir zuweilen Ansichten untergeschoben, welche ich in dieser Weise nie vertreten habe, und die ich nicht als meine eigenen anerkennen kann. Hier scheint mir nun Berichtigung geboten. Zweitens sind allmählich der Meinungen und Hypothesen so viele geworden, daß es für jemanden, der nicht ihre Entstehung in den letzten 30 Jahren selbst mit verfolgt hat, schwer fallen wird, sich in ihnen zurecht zu finden und eine Wahl zu treffen. Teils ist die grundlegende Hypothese im Laufe der Jahre in mehreren verschiedenen Variationen durchgeführt, teils sind von ihr neue Zusatzhypothesen abgeleitet worden. Hier macht die Verwerfung der einen nicht immer auch die Verwerfung der anderen erforderlich. Ferner werden von gegnerischer Seite in den beobachteten Tatsachen oft Widersprüche gesehen, die sich bei sachlicher Erwägung und tieferem Eindringen in den Gegenstand leicht in den Rahmen der Hypothese einfügen lassen. Hier scheint mir eine neue und schärfer begründete Darstellung unter Berücksichtigung dieser und jener Einwände wohl klärend wirken zu können.

Der dritte Grund endlich ist in dem alten Ausspruch: „Qui tacet, consentire videtur“ enthalten. In diese Lage aber wollte ich nicht kommen gegenüber drei Schriften, die in jüngster Zeit erschienen sind. Die eine ist die Antrittsvorlesung von Carl Rabl aus dem Jahre 1906 über „organbildende Substanzen“ und ihre Bedeutung für die Vererbung. Die zweite Schrift ist die im Jahre 1907 erschienene zusammenfassende Darstellung der Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen von Fick in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Das in Fettdruck hervorgehobene Leitmotiv für die Darstellung von Fick ist der Satz: „Damit glaube ich die Haltlosigkeit aller Gründe, die für das Vererbungsmonopol des Kerns zu sprechen scheinen, nachgewiesen zu haben.“ Die dritte soeben erschienene Arbeit trägt den Titel: The mechanism of heredity. Sie ist von Conklin als Vizepräsident auf der amerikanischen Naturforscherversammlung in Chicago (1907) verlesen worden.

Wenn ich jetzt aus den angegebenen Gründen wieder das Wort zum Vererbungsproblem nehme, so beschränke ich von vornherein meine Aufgabe nur auf einen Teil der mit ihm zusammenhängenden

Fragen, insonderheit auf die meine Forschungsrichtung am meisten berührende Frage nach dem Wesen der Vererbungssubstanz. In einem ersten Abschnitt dieser Schrift will ich in einfachen Umrissen darstellen, welches die wichtigsten wissenschaftlichen Grundlagen sind, auf denen die modernen Hypothesen aufgebaut worden sind. Auch in den Naturwissenschaften ist die Geschichte eine gute Lehrmeisterin, deren Lehren jeder hören sollte, der sich auf einen umfassenden Standpunkt stellen und vor einseitigen Urteilen bewahren will. Im zweiten Abschnitt werde ich dann einige Einwände, die meiner Auffassung entgegengehalten worden sind, besprechen und, soweit es angeht, zu widerlegen versuchen.

Erster Abschnitt.

Die modernen Grundlagen für eine Entwicklungs- und Vererbungstheorie.

Wie die Geschichte der Biologie in den letzten vier Jahrhunderten in klarer Weise lehrt, haben unsere Vorstellungen über die Entwicklung der Organismen und hiermit Hand in Hand auch unsere Vorstellungen über das Vererbungsproblem ein sicheres wissenschaftliches Fundament erst durch die mikroskopische Anatomie und durch die auf ihrem Boden entstandene Zellentheorie erhalten. Durch die Begründung und den allmählich erfolgten, feineren Ausbau der Zellentheorie sind drei wichtige Grundlagen geschaffen worden.

Auf der einen Seite erkannte man, daß die zahllosen verschiedenen Arten von Pflanzen und Tieren in einem Grundprinzip, in ihrer elementaren Zusammensetzung, übereinstimmen. Denn jeder Teil von ihnen, jedes Organ, jedes Gewebe läßt sich in morphologische und physiologische Einheiten zerlegen, denen man aus Gründen, die aus dem historischen Entwicklungsgang der Zellentheorie verständlich werden, den so wenig zutreffenden Namen der „Zellen“ gegeben hat.

Eine zweite Grundlage ist die wichtige Erkenntnis, daß mit der Zelle auch die Ontogenese eines jeden noch so hoch organisierten Geschöpfes beginnt und daher in ihrem ganzen Verlauf mit Fug und Recht als ein wahrer Zellenbildungsprozeß bezeichnet werden muß.

Denn am Anfang ihrer Entwicklung sind Pflanzen wie Tiere entweder nur einfache Zellen (Eier, Sporen) oder kleine Komplexe von solchen (Knospen), welche sich zu gewissen Zeiten aus dem Verbande mit den übrigen Zellen des elterlichen Körpers (den Somazellen von Weismann) ablösen und wieder eigene Existenzfähigkeit gewinnen.

Eine dritte Grundlage endlich erwuchs aus der sich allmählich Bahn brechenden und durch tausendfältige Beobachtungen sichergestellten Erfahrung, daß die Zellen der gegenwärtig lebenden Pflanzen und Tiere sich nicht durch Urzeugung, das heißt durch spontane Synthese organischer Substanzen bilden können, wie es noch Schleiden und Schwann glaubten, sondern Lebenseinheiten sind, welche selbst nur durch Fortpflanzung, wie die von ihnen abgeleiteten Organismen, erzeugt werden. Es gibt keinen anderen uns bekannten Weg zur Erhaltung der Lebewelt und des Lebensprozesses als die Elternzeugung, als die Entstehung von Tochterzellen aus bereits vorhandenen Mutterzellen. Nur in der Kontinuität unendlicher Zellgenerationen hat sich die heute lebende Pflanzen- und Tierwelt während langer Erdperioden zu ihrem Formenreichtum entwickelt, erhält und entwickelt sie sich in Zukunft weiter.

Die durch die Zellentheorie begründete elementare Lebenseinheit, die Zelle, ist also schon selbst ein Elementarorganismus, wie es Brücke zuerst ausgesprochen hat; sie besitzt schon, gleich den aus ihr sich herleitenden höheren, zusammengesetzten Organismen die kardinalen Eigenschaften, durch welche Lebewesen sich vor anderen Stoffgebilden auszeichnen und von uns als solche unterschieden werden; sie besitzt die Eigenschaft, sich durch Stoffaufnahme zu ernähren und zu wachsen, die Eigenschaft, alle möglichen Veränderungen in der Außenwelt wahrzunehmen und auf sie zu reagieren, endlich die Eigenschaft, sich durch Selbstteilung fortzupflanzen und ihre Art zu vermehren und zu erhalten.

Durch die biologische Forschung der vier letzten Jahrzehnte, welche nicht nur eine sehr vielseitige, sondern auch eine fruchtbringende und erkenntnisreiche gewesen ist, sind die drei angeführten grundlegenden Vorstellungen von der Natur der Zelle als der Lebenseinheit und des Elementarorganismus in vielen Richtungen weiter

ausgebaut und erheblich vertieft worden. Alle Erfahrungen und Entdeckungen drängen uns zu der Annahme hin, daß die Zelle, namentlich bei den höheren Pflanzen und Tieren, ein Elementarorganismus von einem sehr viel verwickelteren Bau ist, als es wohl Brücke seinerzeit in seiner bekannten Schrift angenommen hat. Beweise liefern uns auf der einen Seite die Zeugungslehre, auf der anderen Seite die mikroskopische Forschung.*

Was die Zeugungslehre betrifft, so werden ja durch die Keimzellen die Eigenschaften der Eltern, oft sehr geringfügige Merkmale — Zeichnungen einer bestimmten Körperstelle, ein begrenztes Muttermal, eigenartige Gestaltungen dieses oder jenen Organes — auf ihre Kinder übertragen, oder, wie man sich bildlich ausdrückt, die Eltern vererben durch die von ihnen abgelösten Keimzellen ihre Eigenschaften auf ihre Nachkommen, so daß diese zu ihren naturgetreuen Abbildern werden. Dies gilt für die Eizellen wie für die Samenzellen in gleicher Weise. Am besten läßt sich dies durch das Studium der Bastardzeugung feststellen. Denn werden die Eier einer Pflanzen- oder Tierart anstatt mit ihrem eigenen Pollen oder Samen mit demjenigen einer charakteristischen Varietät oder einer näher-, zuweilen auch einer fernerstehenden Art befruchtet, so werden durch die fremdartigen männlichen Keimzellen dem aus dem Ei sich entwickelnden Bastardprodukte ganz fremdartige, neue Eigenschaften mitgeteilt. In der Regel stellt der Bastard ein Mischprodukt von den Eigenschaften seiner beiden Erzeuger dar, er hat Eigenschaften von **beiden** geerbt. Wenn z. B. eine weiß- und eine rosablühende Varietät von Mirabilis Jalapa miteinander gekreuzt werden, so entstehen Mischlinge, deren Blütenfarbe nunmehr ein sehr helles Rosa geworden ist (Correns 1905).

Aber auch in den Fällen, wo der Bastard, wie es häufig geschieht, entweder dem Vater oder der Mutter gleicht, ist er in Wahrheit doch ein Mischling; denn es läßt sich beweisen, daß er auch von dem Elter, dem er äußerlich nicht gleicht, Eigenschaften, allerdings nur in latentem Zustande, geerbt hat. Den Beweis liefern die nächsten Generationen, die sich von dem Bastard mittelst Selbstbefruchtung züchten lassen. Unter den Bastardkindern finden sich

nämlich außer solchen, die dem Elter gleichen, auch solche, die entweder auf den Großvater oder die Großmutter, wie es heißt, zurückgeschlagen sind. Hierfür gibt uns die Pflanzenkunde zahlreiche Beispiele. So entstehen durch Kreuzung rotblühender und weißblühender Varietäten der Erbse rotblühende Bastarde. Ihre Nachkommenschaft aber fällt jetzt nicht mehr „wie bei reinem Blute" aus, sondern setzt sich teils aus rot-, teils aus weißblühenden Individuen, die auf die weißblühende Großelternform zurückgeschlagen sind, zusammen. Der Rückschlag geschieht in einer ganz bestimmten Verhältniszahl, die sich nach der Mendelschen Prävalenzregel berechnen läßt.

Oder nehmen wir ein zweites Beispiel, in dem es sich um ein etwas komplizierteres Merkmal handelt, einen Bastard zwischen zwei Varietäten der Brennessel, zwischen Urtica pilulifera und U. Dodartii. Bei der einen ist der Rand des Blattes mit weit vorspringenden Sägezähnen versehen, bei der anderen ist er nahezu glatt. Der aus ihrer Kreuzbefruchtung entstandene Bastard sieht genau wie Urtica pilulifera mit dem gesägten Blattrande aus. In seiner Nachkommenschaft dagegen tritt auch wieder eine bestimmte Anzahl von Exemplaren auf, in welchen die Eigenschaft „glatter Blattrand" des Großelters Urtica Dodartii wieder zum Vorschein gekommen ist.

Die Forscher, welche sich in den letzten Jahren mit diesen sehr interessanten Verhältnissen beschäftigt haben, stellen sich dieselben so vor, daß sie sich die einander entsprechenden, aber entgegengesetzten Merkmale beider Eltern im Bastard zu einem Merkmalspaar verbunden denken. Hierbei kann nun entweder das Paar zu einem kombinierten Merkmal führen wie bei Mirabilis Jalapa, oder das eine Merkmal verdeckt oder unterdrückt das andere mehr oder minder, jenes wird dann das dominierende, dieses das recessive oder latente genannt.

Wenn durch die Keimzellen, wie wir gesehen haben, die materiellen Eigenschaften der Eltern wieder genau auf ihre Kinder übertragen werden, so kann dies nach dem Kausalgesetze nur in der Weise geschehen, daß die Ursachen für die Uebertragung in der materiellen Beschaffenheit des Keimes, oder wenn wir uns biologisch ausdrücken, in einer beson-

deren Organisation der Ei- und Samenzelle liegen, in einer Organisation, welche in einem uns allerdings vollständig verborgenen, ursächlichen Verhältnis zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes stehen muß. Man nennt nun in der Biologie die in der besonderen Organisation der Keimzelle gegebene Ursache oder den Grund, daß ein bestimmtes Merkmal des Erzeugers im Kinde wieder reproduziert wird, oder auch erst in seiner Nachkommenschaft reproduziert werden kann, eine Anlage[1]. Bei der Bastardzeugung stellt man sich daher die einander entsprechenden Merkmalspaare der verschiedenartigen Eltern durch ein Anlagenpaar in der befruchteten Eizelle repräsentiert vor. Von ihnen kann die eine Anlage dominierend werden, die andere latent (recessiv) bleiben.

Da nun bei jedem nur einigermaßen höher organisierten Geschöpf sich sehr viele verschiedene Merkmale in seiner Zusammensetzung aus Organen und Geweben unterscheiden lassen, müssen in dem stofflichen Aufbau der zu ihnen gehörigen Keimzellen entsprechend viele Einzelanlagen angenommen werden, die in gesetzmäßiger Weise zu einer zusammengesetzten Gesamtanlage vereinigt sind. Dieselbe wird auch in bildlicher Ausdrucksweise als die elterliche Mitgift oder als die Erbmasse bezeichnet, insofern die Eltern durch ihre Vermittelung beim Zeugungsakte alles, was ihnen an Eigenschaften eigentümlich ist, ihre ganze Eigenart, auf ihre Kinder übertragen. Daß die Gesamtanlage oder Erbmasse, die in der weiblichen wie männlichen Keimzelle in gleicher Weise enthalten ist, ein unendlich kompliziertes Stoffgebilde sein muß, läßt sich bei ursächlicher Betrachtungsweise wohl nicht von der Hand weisen. Werden doch z. B. durch die Keimzelle eines Säugetieres, obwohl sie eine nur mikroskopisch sichtbare Stoffeinheit ist, kraft ihrer materiellen Organisation, ihrer ererbten Anlage, die zahlreichen Organe und Gewebe, die kompliziertesten Einrichtungen, wie das Zentralnervensystem und die Sinnes-

1) Man vergleiche p. 15, auf welcher ich den Begriff „Anlage“ genauer zu definieren versuche.

organe mit ihren Eigentümlichkeiten, wie sie der Elternorganismus bietet, und ebenso mehr untergeordnete Kleinigkeiten, wie Färbungen und Zeichnungen der Behaarung, Pigmentflecke, Muttermäler etc. im kindlichen Körper wieder mit unfehlbarer Sicherheit während eines normal verlaufenden Entwicklungsprozesses reproduziert.

Das Abhängigkeitsverhältnis, das zwischen dem Eizustande einerseits und dem Verlauf und dem Endresultat der Ontogenese andererseits besteht, habe ich in einer Schrift (1907, p. 92) als das ontogenetische Kausalgesetz und als den Parallelismus zwischen der Organisation der Anlage und der Organisation ihres Entwickelungsproduktes bezeichnet. Das ausgebildete Geschöpf und seine Keimzelle sind zwei einander bedingende Formen verschiedenartiger stofflicher Organisation. Die eine Form ist für uns in ihren äußeren, voll entwickelten Merkmalen erkennbar und der anatomischen und mikroskopischen Untersuchung zugänglich, die andere Form, die feinere Organisation der Anlagesubstanz, entzieht sich unserer genaueren Erkenntnis, da sie auf ultramikroskopischem Gebiete liegt.

Nach dem ontogenetischen Kausalgesetz ist die befruchtete Keimzelle bereits das zukünftige Geschöpf, aber im Zustand der Anlage. Ohne Zweifel können wir uns mit Fug und Recht so ausdrücken, weil während des Entwicklungsprozesses durch Einwirkungen der Außenwelt in die Organisation des Keimes keine neuen Momente hineingetragen werden, durch welche unter den gewöhnlichen normalen Verhältnissen die Eigenart des entwickelten Geschöpfes mitbestimmt wird. Das lehren uns nicht nur die einfachsten alltäglichen Erfahrungen, sondern auch leicht anzustellende Experimente. Wenn in einem Brutschranke nebeneinander Enten-, Gänse- und Hühnereier bei derselben Temperatur, derselben Luftfeuchtigkeit, überhaupt unter genau den gleichen Bedingungen bebrütet werden, so sind wir von vornherein auf Grund unserer Erfahrung fest überzeugt, daß aus ihnen nur Enten-, Gänse- und Hühnerküchlein auskriechen können. Ein anderes Ergebnis würden wir als ein vollständiges Wunder von vornherein für ausgeschlossen halten. Das beweist, daß in der Organisation von Enten-, Gänse- und Hühnerei

schon die Eigenart der aus ihnen hervorgehenden Geschöpfe vollständig enthalten ist. Denn hieran ändert auch der Umstand nichts, daß für das Zustandekommen des Entwicklungsprozesses selbst noch Einwirkungen der Außenwelt, wie Wärme, Sauerstoff, Feuchtigkeit etc. erforderlich sind.

Auf Grund des ontogenetischen Kausalgesetzes können wir noch einen zweiten wichtigen Beweis für unsere Ansicht herleiten, daß die Keimzellen als Träger der Erbmasse eine sehr komplizierte Organisation besitzen müssen. Wie wir eben bewiesen haben, sind ja die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten ihrem Wesen nach ebensosehr voneinander verschieden und sind ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede, wie am Ende der Ontogenese die ausgebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen. Wenn wir daher eine entsprechende Kenntnis vom feineren Bau der weiblichen und der männlichen Keimzellen, besonders von der Organisation ihrer ererbten Anlagesubstanz, besitzen würden, so müßten wir schon allein auf Grund derselben, ausgehend vom Stadium der befruchteten Eizelle, eine Klassifikation des Tierreiches vornehmen können, wahrscheinlich sogar in besserer Weise, als wir heute auf Grund der ausgebildeten Formen einteilen; wir würden auf diesem neuen Wege ebensogut weitere und engere Kreise bilden und nach ihrer größeren oder geringeren idioplasmatischen Aehnlichkeit die Eizellen in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten etc. einteilen müssen. Schon am Beginn ihrer Ontogenese, schon im „einfachen Zellenstadium" sind also die Organismen durch Stammes-, Klassen-, Ordnungs-, Familien-, Arten- und individuelle Charaktere ebensogut wie später, nur in anderer Weise, voneinander unterschieden.

Die Keimzellen als die Repräsentanten der Art im Zustand der Anlage kann man auch als Artzellen bezeichnen, wie ich es vor 15 Jahren in meinem „Lehrbuch der allgemeinen Anatomie und Physiologie" (1893 p. 267, 1898, p. 8) vorgeschlagen habe. Auch aus diesen Erwägungen ergibt sich mit Notwendigkeit der Schluß, daß die Zelle, welche in populären Schriften des Darwinismus mit Vorliebe als etwas so „einfaches" hingestellt wird, eine Form des Lebens ist,

die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades in der Organisation des Stoffes zuläßt. Denn da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann, da ferner die verschiedenen Pflanzenspecies sich auch auf mehrere Hunderttausende belaufen, kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach ihrer Anlage und also auch in ihrer Organisation verschieden sind, unsere Erde bevölkert. Hierzu gesellt sich noch die nur ungenau bekannte Schar der einzelligen Lebewesen. Und doch muß die so sich ergebende ungeheuere Zahl artverschiedener Zellen noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und erwägen, daß in früheren Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahlreiche Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterschieden haben, gelebt und in ihrer Ontogenese mit einem Zellenstadium begonnen haben. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekannten Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere, oder der Taube, des Hundes etc. erinnert. Berücksichtigen wir endlich, daß auch rein individuelle Charaktere, wie schon hervorgehoben wurde, von den Eltern durch die Keimzelle auf ihre Kinder vererbt werden, so müssen auch die Zellen der gleichen Art — zumal bei den höchsten, vollkommensten Organismen, wie beim Menschen — wieder durch viele, wenn auch kleinste Nuancen ihrer Organisation untereinander verschieden sein. Wir müssen uns daher die Zelle anstatt als ein strukturloses Protoplasmaklümpchen im Gegenteil als ein wunderbar fein ausgearbeitetes Kunstwerk der Natur, das in zahllosen, mehr oder minder verschiedenen Formen ausgeführt ist, vorstellen (siehe Zusatz I).

Wenn wir dies alles ins Auge fassen und erwägen, dann können wir wohl sagen: Das Problem der Entwicklung, der Zeugung und der Vererbung ist, wenn wir tiefer in

den Grund der Erscheinungen einzudringen versuchen, im wesentlichen ein **Zellenproblem** geworden (siehe Zusatz II).

Da man nun aber keinen Einblick in die hier vorausgesetzte feinere Organisation der Zelle, auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen, gewinnen kann — denn die mancherlei Strukturen, die man wahrnehmen kann, erweisen sich für das uns vorliegende Problem doch noch als etwas relativ Grobes —, hat man auf spekulativem Wege sich wenigstens hypothetische Vorstellungen von einer möglichen Organisation der Anlagesubstanz der Keimzellen zu bilden versucht. Man hat sich den Chemiker hierbei zum Vorbild genommen, der seine Wissenschaft von den chemischen Körpern auf der Hypothese von den Atomen und von ihrer gesetzmäßigen Verbindung zu Atomkomplexen oder Molekülen aufbaut, also auch von Stoffeinheiten ausgeht, die außerhalb des Bereiches sinnlicher Wahrnehmung liegen.

Die meisten Forscher, welche über das Problem der Vererbung tiefer nachgedacht haben, stellen sich vor, daß die Zelle zwar ein Elementarorganismus im Vergleich zu den zusammengesetzteren pflanzlichen und tierischen Lebewesen ist, selbst aber sich aus noch kleineren elementaren Lebenseinheiten aufbaut, die im allgemeinen dem ultramikroskopischen Gebiet angehören. Diese Einheiten sind außerordentlich zahlreich in einer Zelle und zugleich auch qualitativ voneinander verschieden. Je nach ihrer verschiedenen stofflichen Natur sind sie die Träger besonderer Eigenschaften und sind imstande, durch direkte Wirkung oder durch verschiedenartig kombiniertes Zusammenwirken in den vom Keim abstammenden Zellen die unzähligen morphologischen und physiologischen Merkmale zu entwickeln, welche wir an der Organismenwelt wahrnehmen. In bezug auf ihr verschiedenartig kombiniertes Zusammenwirken lassen sie sich, um mich zweier Bilder zu bedienen, einmal den Buchstaben des Alphabets vergleichen, die gering an Zahl, doch durch ihre verschiedene Kombination Wörter und durch Kombination von Wörtern wieder Sätze von verschiedenartigstem Sinne bilden. Oder sie sind den Tönen vergleichbar, durch deren zeitliche Aufeinanderfolge und gleichzeitige Kombination sich unzählige Harmonien erzeugen lassen.

Nach Nägeli, dem sich de Vries, Weismann u. a. anschließen, sind „die Merkmale, Organe, Einrichtungen, Funktionen, die alle uns nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, in der Erbmasse in ihre wirklichen Elemente zerlegt". Als solche bezeichnet de Vries Stoffteilchen, welche das Vermögen besitzen, Chlorophyll oder Blumenfarbstoff, Gerbsäure oder ätherische Oele und, fügen wir weiter hinzu, Muskelsubstanz, Nervensubstanz zu bilden.

Die elementaren hypothetischen Lebenseinheiten sind von mir als Bioblasten, von anderen Pangene, Biophoren, Determinanten benannt worden. Ihnen müssen die beiden fundamentalen allgemeinen Lebenseigenschaften zugeschrieben werden: 1. das Vermögen, durch Assimilation von Stoffen und Umwandlung in eigene Substanz zu wachsen, und 2. das Vermögen, sich durch Selbstteilung zu vermehren.

Zugunsten der Annahme kleinster, teilfähiger Elementarteilchen, lassen sich ferner aus der Mikrobiologie der Zelle einige wichtige Tatsachen anführen, wie das Eigenwachstum und die Teilfähigkeit der Chromosomen, wenn sie sich der Länge nach spalten, das Eigenwachstum und die Teilfähigkeit der Centrosomen, ferner der Amylo- oder Leukoplasten, der Chloroplasten, Chromoplasten in der Pflanzenzelle.

Wer die Schriften über den feineren Bau der Zelle während der letzten 15 Jahre verfolgt hat, wird feststellen können, wie in immer weiteren Kreisen die Vorstellung an Boden gewinnt, daß die Zelle wieder aus kleinsten Teilkörpern besteht, die Heidenhain (1907) Protomeren nennt und in seinem großen Werk über allgemeine Anatomie der lebendigen Masse sehr eingehend bespricht.

Wie im vorhergehenden näher durchgeführt wurde, ist man auf zwei Gebieten biologischer Forschung zur Annahme unsichtbarer Zelleinheiten geführt worden, auf dem Gebiete der Vererbungslehre zur Annahme erblicher Einheiten, der Bioblasten, Determinanten, oder wie sie sonst noch genannt worden sind, auf dem Gebiete der Zellenmorphologie zur Annahme kleinster elementarer Lebenseinheiten, der Protomeren etc. Bei dieser Sachlage läßt sich die Frage aufwerfen und erörtern: in welcher Beziehung stehen die Begriffe Anlage und

elementare Lebenseinheit zueinander, läßt sich der eine durch den andern ersetzen, insofern sie Bezeichnungen für ein und dasselbe Ding sind. Vor letzterer Auffassung muß ich warnen, da sie den Begriff Anlage nicht richtig, weil zu eng, fassen würde. Denn genau genommen bezeichnet man mit dem Wort Anlage in der Vererbungslehre doch nicht mehr als die unbekannte, in der Beschaffenheit der Erbmasse gelegene Ursache oder den unbekannten Grund für eine Erscheinung, welche im Verlauf des Entwicklungsprozesses in einer bestimmten Organisation des Entwicklungsproduktes mit Gesetzmäßigkeit zutage tritt. So berechtigt es nun auch auf der einen Seite zu sein scheint, den unbekannten Grund in der materiellen Beschaffenheit der Erbmasse zu suchen, so willkürlich und darum fehlerhaft würde es sein zu glauben, daß er dann nur auf der Anwesenheit eines bestimmten materiellen Teilchens, eines besonderen Bioblasten oder Determinanten etc. beruhen könne; kann er doch ebensogut auch entweder in der besonderen Stellung eines Bioblasten im System der übrigen, oder in einer besondern Kombination zweier oder mehrerer Bioblasten zu einem enger zusammengehörigen Komplex, überhaupt also in dem, was man als die Konfiguration des materiellen Systems oder einzelner seiner zusammengesetzten Teile bezeichnen kann, gegeben sein.

Wenn ich wieder auf das oben gebrauchte Bild zur Veranschaulichung des Gedankens zurückkomme, so kann der Grund für den veränderten Sinn eines Satzes entweder in dem Fehlen oder in der Versetzung eines einzelnen Buchstabens oder in dem Einfügen eines anderen Wortes oder in der neuen Stellung eines Wortes in dem Satzgefüge, und so weiter, gegeben sein.

Wenn also die Merkmale weiße oder rosa Blüte der Varietäten von Mirabilis Jalapa, gesägter oder glatter Blattrand der Varietäten von Urtica, bei Reinzucht auf ihre Nachkommen mit Konstanz vererbt werden, so liegt gewiß der Grund hierfür oder die Anlage in der besonderen materiellen Beschaffenheit der Erbmasse ihrer weiblichen

und männlichen Geschlechtszellen; aber mehr läßt sich zurzeit nicht sagen. Die Begriffe erbliche Anlagen und elementare Lebenseinheiten der Erbmasse sind zurzeit nicht im gleichem Sinne, der eine für den andern, zu verwenden. Gewiß wäre es ein großer Fortschritt in der Vererbungslehre, wenn sie den Begriff Anlage durch den Begriff elementare Erbeinheit, welche dann in der Erbmasse durch ihren besonderen Bioblasten repräsentiert würde, ersetzen, also die Anlage in ihre letzten Elemente gleichsam zerlegen würde; aber von diesem idealen Ziele einer rationellen Vererbungslehre ist der Biologe so weit entfernt, daß es ihm fast unerreichbar erscheinen könnte. Ihm gegenüber befindet sich der Chemiker in einer viel glücklicheren Lage; denn er kann Atomelemente und aus ihrer Zusammensetzung entstandene Moleküle unterscheiden, die unzähligen anorganischen und organischen Verbindungen aus ihren Elementen herleiten und ihre Zusammensetzung in Strukturformeln versinnbildlichen. Der Chemiker verfügt aber über viel einfachere Methoden der Analyse und Synthese; er kann die chemischen Körper und die aus ihrer Zerlegung erhaltenen Produkte wägen und messen und so zu zahlenmäßig feststellbaren Gesetzmäßigkeiten vordringen. Dem Biologen fehlen hierfür leider noch, trotz der neuen vielversprechenden Forschungswege, welche durch Mendel und seine Nachfolger in der Vererbungslehre mit so reichem Erfolg eingeschlagen worden sind, doch die entsprechenden und gleichwertigen Methoden exakterer Forschung. Ersinnen lassen sich aber solche schwierigen Verhältnisse stofflicher Organisation nicht, wie es Weismann in seiner Architektur des Keimplasmas versucht hat[1]). Ich habe daher an verschiedenen Stellen und so auch in meiner Biologie ausdrücklich hervorgehoben: „Wenn wir uns die Frage vorlegen, welche Vorstellung wir uns von dem Aufbau der Erbmasse aus elementaren Anlagen machen können, so ist von vornherein zu betonen, daß der Biologe zurzeit noch nicht in der Lage ist, eine Hypothese auszuarbeiten, welche sich der Hypothese des Chemikers und Physikers von den Atomen und Molekülen an die Seite stellen ließe.“ „Wir bewegen uns bei Erörterung der-

1) Siehe Zusatz III.

artiger Fragen auf einem noch sehr dunklen Gebiete, etwa wie die Naturforscher des vorigen Jahrhunderts, als sie für den tierischen Körper einen Aufbau aus elementaren Einheiten (den Zellen) nachzuweisen versuchten. Naturgemäß wird die Gefahr, auf Abwege zu geraten, um so größer werden, je mehr man beim Ausbau einer solchen Hypothese auf das Spezielle einzugehen versucht." Die Geschichte der Zellentheorie mit ihren endlosen Streitigkeiten, was eine Zelle ist, und in welcher Weise die Körperteile aus Zellen zusammengesetzt sind, und noch mehr die Geschichte der Präformationstheorie, die schließlich in einer ihrer Konsequenzen zur Einschachtelungslehre geführt hat, sollten immer als lehrreiche, warnende Beispiele beachtet werden.

Durch die modernen Grundlagen, welche in der näher durchgeführten Weise die Entwicklungs- und Vererbungslehre durch die Zellentheorie gewonnen hat, sind die beiden älteren Zeugungstheorien, welche zu wissenschaftlichen Fehden zwei Jahrhunderte lang Veranlassung gegeben haben, sowohl das Dogma der **Epigenese** als auch das Dogma der **Präformation** oder **Evolution** endgültig widerlegt.

Die Theorie der Präformation ist durch sie widerlegt. Denn da das befruchtete Ei selbst nur eine Zelle ist, kann in ihm das später sichtbar werdende, mit zahlreichen Organen und Geweben ausgestattete Geschöpf nicht als solches, auch nicht als seine Miniaturausgabe, wie es sich die alten Evolutionisten vorstellten, bereits enthalten sein. Entwicklung beruht nicht auf einem einfachen, durch Stoffaufnahme verursachten Wachstum, durch welches ein schon im kleinen und daher unsichtbar vorhandenes Geschöpf allmählich größer und sichtbar wird, vielmehr besteht sie in einem Zellenbildungsprozeß, verbunden mit einer fortschreitenden morphologischen und histologischen Sonderung des sich fortwährend vermehrenden Zellenmateriales. Entwicklung bedingt daher zahllose Metamorphosen und führt nur Schritt für Schritt von einem relativ einfacheren Ausgangs-

punkt zu einem sehr viel mannigfaltigeren und komplizierteren Endprodukt, das auch dementsprechend leistungsfähiger geworden ist. Die Eizelle ist also nicht schon das spätere Geschöpf im kleinen, sondern nur der Anlage nach; sie kann es nur durch Entwicklung der Anlage werden.

Nun läßt sich allerdings dieser Ausführung entgegenhalten, daß die Art des Entwicklungsprozesses und dadurch auch die Art des Endproduktes, wie auch schon früher hervorgehoben wurde, in der als Ausgangspunkt gegebenen Organisation der Eizelle im voraus bestimmt und bis ins feinste Detail gewissermaßen vorgezeichnet ist. Der moderne Begriff der Anlage schließt ja auch ohne Zweifel eine gewisse Art von Präformation in sich ein. In diesem Sinne konnte Weismann in der Einleitung zu seinem Werk über das Keimplasma mit einem gewissen Recht den Ausspruch tun:

„Im ersten Kapitel meines Buches wird man einen förmlichen Beweis für die Wirklichkeit der Evolution finden, und zwar einen so einfachen und naheliegenden, daß ich heute kaum begreife, wie ich so lange an ihm vorübergehen konnte." Und an einer anderen Stelle: „Man wird wohl mit mir die Ueberzeugung gewinnen, daß die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann."

Indem man aber so die alte Theorie der Präformation aufrecht erhalten und gleichsam wieder verjüngen will, übersieht man, daß man in den Ideenkreis der alten Evolutionisten doch ein ihm fremdes Element, den modernen Begriff der Anlage, einführen muß. Dadurch wird aber die alte Frage, um welche es sich im Streit der Anhänger der sich gegenüberstehenden Theorien handelt, eine vollständig andere. Denn etwas anderes ist es, ob das Ei von Anfang an schon das zukünftige Geschöpf en miniature selbst, oder ob es nur die Anlage zu einem solchen ist. Die Konsequenzen für den Ablauf des Entwicklungsprozesses gestalten sich in beiden Fällen auch dementsprechend verschieden. Im Sinne der Alten ist Entwicklung nur Wachstum. Die Organe bilden sich nicht, sondern sind im kleinen schon vorhanden. Die aufeinanderfolgenden Generationen der Ge-

schöpfe sind als Keime ineinandergeschachtelt. In dogmatischer Weise festgehalten mußte diese Auffassung mit den Ergebnissen tiefer eindringender Forschung, wie es geschehen ist, bald in Widerspruch geraten. Daß wir jetzt unter Entwicklung etwas ganz anderes verstehen, wenn sie auch durch die Eigenart der Eizelle und der von ihr abstammenden Zellengenerationen in ihrer Richtung und in ihrem Endziel vorausbestimmt ist, braucht im einzelnen wohl nicht weiter noch einmal ausgeführt zu werden.

Deshalb scheint es mir wohl das wissenschaftlich Richtige, die Namen Präformation, Evolution und Prädelineation nur zur Charakteristik der Gedankenkreise der alten historischen Schule des 17. und 18. Jahrhunderts zu benutzen, nicht aber neuen Wein in alte Schläuche zu füllen dadurch, daß man die alten Begriffe reformiert und ihnen einen neuen Sinn gibt.

Zugleich aber will ich der historischen Gerechtigkeit wegen nicht unterlassen hervorzuheben, daß die alten Naturforscher, wie Swammerdam, Haller, Bonnet, Spallanzani u. a. sich bei Aufstellung ihrer Entwicklungstheorie nicht nur durch die Forschungsergebnisse ihrer Zeit, sondern auch durch einen durchaus richtigen Gedanken haben leiten lassen. Bonnet ist sogar in seinem Hauptwerk dem Begriff „Anlage" schon nahe gekommen. Bei vorurteilsloser Beurteilung der Geschichte der Wissenschaft sind daher die seit Blumenbachs bekannter satyrischer Streitschrift zur Mode gewordenen Darstellungen durchaus ungerechtfertigt, nach denen die Präformationstheorie als etwas unglaublich Törichtes erscheinen muß, die Epigenesis von Wolff dagegen als die das Entwicklungsrätsel erklärende und allein richtige Theorie in einseitiger Weise verherrlicht wird. Unsere Zeit beginnt jetzt infolge der neuen Forschungen in ihrem Urteil gerechter zu werden. Für den Wandel, der sich vollzogen hat, ist gewiß bezeichnend der oben zitierte Ausspruch von Weismann, der mit seiner Keimplasmatheorie an den für gänzlich überwunden gehaltenen Standpunkt der Evolutionisten direkt wieder anknüpfen zu können glaubt.

Wie die Präformations- ist auch die Epigenesistheorie mit den neueren Vorstellungen über Entwicklung unvereinbar geworden.

Zwar kann man auch hier geltend machen, daß die von einfacheren zu komplizierteren Gestaltungen fortschreitende Entwicklung des Keimes und seiner Organe, die an einem ursprünglich gleichartigen Zellenmaterial sich abspielende morphologische und histologische Sonderung mit ihren Metamorphosen und mit ihren aufeinander folgenden Stadien als Epigenese bezeichnet werden kann. Gewiß ist hierfür der Name Epigenese verwendbar; aber ebensogut läßt sich auch, worauf Weismann Gewicht gelegt hat, das Wort Präformation für die Tatsache gebrauchen, daß die befruchtete Eizelle bereits die Anlage für das aus ihr entstehende Geschöpf ist, und daß im Entwicklungsprozeß nichts anderes geschieht, als was in der Anlage schon von vornherein fest bestimmt ist.

Bei diesem Vorgehen würde demnach die Entwicklung eines Geschöpfes sowohl als Präformation wie als Epigenese, oder als eine präformierte Epigenese bezeichnet werden können. Dabei modeln wir aber die Worte, wie ich es schon für die Präformationstheorie nachgewiesen habe, nach unserem veränderten Anschauungskreis und schieben ihnen einen anderen Sinn unter, als sie ehemals gehabt haben.

Unter Epigenesis hat der Begründer dieser Theorie, Caspar Friedrich Wolff und seine Schule doch etwas wesentlich anderes verstanden, als was wir bei der obigen Verwendung des Namens noch würden darunter verstehen können. Wolffs neue Lehre und die alte Lehre der Evolutionisten standen wirklich in einem unversöhnbaren Gegensatz zueinander. In seiner Doktordissertation stellte sich der jugendliche Forscher, der eben erst sein medizinisches Studium beendet hatte, mit frischem Wagemut die Aufgabe, den Nachweis zu führen, daß die Geschöpfe durch Naturkräfte entstehen, welche den vegetabilischen und tierischen Materien inne wohnen. Sein erstes Gesetz ist, daß jeder organische Körper oder Teil eines solchen ohne organische Struktur gebildet werde. Neue Pflanzen und Tiere entstehen nach ihm aus Flüssigkeitstropfen, die aus bereits vorhandenen Organen einer Pflanze oder eines Tieres als Sekrete ausgeschieden werden. Da es eine wahre Unmöglichkeit sei, daß ein flüssiger Körper zugleich organisch sein könne,

hält es Wolff „für geometrisch bewiesen", daß am Anfang alle neu sich bildenden Teile nicht organisch seien. Sie werden erst nach dem von ihm aufgestellten zweiten Gesetz seiner Epigenese „organisch gemacht oder mit Organisation versehen dadurch, daß die ausgeschiedene Flüssigkeit sich allmählich verändert, zäher, fester und solider wird und zugleich Bläschen und Gefäße erhält."

Um den Vorgang des Organischwerdens zu erklären, nimmt Wolff „eine den Pflanzen und Tieren eigentümliche und wesentliche Kraft" an, eine „Vis essentialis", welche von den Kräften der unbelebten Materie verschieden ist.

In ihrem Ausgangspunkt ist die Theorie von Wolff in doppelter Hinsicht verfehlt, sowohl in der Theorie als in der Beobachtung. Von seiner Vis essentialis kann man nur sagen, daß sie mehr das Wesen einer Wunder- als einer Naturkraft hat. Denn überlegt man sich genauer, wie durch Anziehung gleichartiger und Abstoßung ungleichartiger Säfte aus einem wie Wasser flüssigen Ausgangsmaterial ein menschlicher Organismus, ein Gehirn, ein Auge, ein Ohr entstehen soll, so heißt das doch der Vis essentialis Wirkungen zuschreiben, die ebenso wie die Konsequenzen der Einschachtelungslehre an das Wunderbare streifen. Was man später gegen den Begriff der Lebenskraft vorgebracht hat, gilt ebenso und noch mehr von der „eigentümlichen und wesentlichen Kraft Wolffs".

Was aber die Beobachtung betrifft, so ist Wolff in das entgegengesetzte Extrem wie die alten Evolutionisten verfallen; haben diese zuviel von Organisation in den Keim hineingelegt, so hat Wolff ihm überhaupt jede Organisation genommen. Wenn daher die neuere Biologie jetzt bewiesen hat, daß der Anfang eines jeden Geschöpfes ein Elementarorganismus, eine Zelle, ist, so steht sie in dieser Auffassung und in dem von ihr ausgebildeten Begriff der Anlage (Idioplasma, Keimplasma) dem Standpunkt der Evolutionisten entschieden näher als dem Standpunkt von Wolff, nach welchem der Keim eine unorganisierte, nur mit Vis essentialis begabte Flüssigkeit ist.

Gebrauchen wir also die Worte Präformation und Epigenese in ihrer ursprünglichen Bedeutung. In dieser sind sie

wichtig genug zur Charakteristik zweier Richtungen in der Biologie, welche als die Theorien der Präformation und der Epigenese während mehrerer Jahrhunderte die Forscher lebhaft beschäftigt, die Richtung ihrer Untersuchungen bestimmt und zu lebhaften und interessanten Kontroversen Veranlassung gegeben haben.

Die moderne Biologie aber hat, wie ich schon am Eingang betont habe, ein neues Fundament in der Zellentheorie erhalten. Daher haben denn auch alle Versuche, tiefer in das Wesen von Entwicklung und Vererbung einzudringen, von der Tatsache auszugehen, daß jeder Organismus in seinem Anfangsstadium einmal eine Zelle ist, daß diese alle Anlagen, welche zur Hervorbringung einer bestimmten Pflanzen- oder Tierart notwendig sind, in sich vereint und somit aus einer Anlagesubstanz besteht, welche sie durch Abstammung von einem Elternorganismus ererbt hat.

An vielfachen Versuchen, das Problem der Entwicklung und Vererbung als ein Zellenproblem zu behandeln, hat es in den letzten 30 Jahren nicht gefehlt. Haben doch die neuen morphologischen und experimentellen Untersuchungen über Bau und Leben der Zelle kräftige Anreize gegeben, um in dieser Richtung weiter vorzudringen. Prüfen wir daher die durch die moderne Forschung gewonnenen empirischen Grundlagen für den weiteren Ausbau des neuen Problems. Auf dasselbe beziehen sich ja auch die Streitfragen, mit denen wir uns im zweiten Abschnitt dieser Schrift beschäftigen werden.

Den Ausgangspunkt für neue Reflexionen und durch sie veranlaßte Hypothesen hat die geschlechtliche Zeugung gegeben.

Die feineren morphologischen Vorgänge, die sich bei ihr abspielen, wurden zum ersten Male auf tierischem Gebiete durch Studien über den Befruchtungsprozeß am Echinodermenei (1875) festgestellt (Hertwig 1875). Geschlechtliche Zeugung besteht, wie wir seitdem wissen, in der Verschmelzung zweier Keimzellen, die von zwei ge-

schlechtlich differenzierten Eltern abstammen. Bei den Tieren verbinden sich Ei und Samenfaden miteinander. Beide haben den morphologischen und physiologischen Wert von Zellen, bestehen daher aus Protoplasma und Kernsubstanz. Bei ihrer Vereinigung ist der wichtigste Vorgang die im Innern des Eidotters sich vollziehende Verbindung ihrer beiderseitigen Kerne, des Ei- und Samenkerns zu einem neuen Keimkern. Von ihm stammen während des Entwicklungsprozesses durch den komplizierten Vorgang der Karyokinese alle nachfolgenden Kerngenerationen ohne Ausnahme ab. Der Satz „Omnis cellula e cellula" findet so seine Erweiterung und Ergänzung in dem zweiten gleich wichtigen Satz „Omnis nucleus e nucleo". Der Keimkern ist ein durch „Amphimixis" entstandener gemischter Kern, der mütterliche und väterliche Kernsubstanzen zu gleichem Betrag in sich vereinigt, und daher stellt auch in dieser Hinsicht der aus dem befruchteten Ei sich entwickelnde kindliche Organismus in des Wortes voller Bedeutung ein Mischprodukt dar, das sich aus Substanz von Vater und Mutter aufbaut.

Durch die mit den Hilfsmitteln mikroskopischer Forschung möglich gewordene Entdeckung des Wesens vom Befruchtungsprozeß ist ein alter Streit entschieden worden, welcher einst in der Geschichte der Wissenschaften eine große Rolle gespielt und während der Herrschaft der Präformationstheorie die ersten Naturforscher und Philosophen beschäftigt hat, der Streit der Ovisten und der Animalkulisten oder der Forscher, welche das Ei, und der Forscher, welche den Samenfaden für das präformierte Geschöpf hielten. Bekanntlich sprachen sich im 16. bis 18. Jahrhundert die meisten alten Naturforscher (Swammerdam, Harvey, Spallanzani, Bonnet, Haller etc.) zugunsten des Eies aus, welche Ansicht ja in dem Satz: „Omne vivum ex ovo" einen kategorischen Ausdruck erhalten hat. Als aber Leeuwenhoek bei seinen mikroskopischen Entdeckungen die Samenfäden in der Samenflüssigkeit fand, wurden in ihm Zweifel an der älteren Lehre rege, und es schien ihm viel natürlicher, daß die wurmförmigen Körperchen des Samens, welche Bewegungen ausführen und schon hierdurch mit kleinsten Lebewesen eine gewisse

Aehnlichkeit haben, als die präformierten Miniaturgeschöpfe zu betrachten seien. Leeuwenhoek stellte daher die Hypothese auf, welcher sich kein geringerer als Leibniz anschloß, daß die Samenkörperchen in das Ei hineinschlüpfen, dessen Aufgabe nur darin zu erblicken sei, ihnen als geeigneter Nährboden für ihr weiteres Wachstum zu dienen.

Wie jetzt von unserem neugewonnenen Standpunkt aus leicht zu erkennen ist, haben sowohl Ovisten wie Animalkulisten mit ihren Hypothesen, die sich im Bannkreis des Dogmas der Präformation gegenseitig auszuschließen schienen, in gewisser Beziehung beide recht. Denn wenn Ei und Samenfaden auch nicht die präformierten Geschöpfe sind, so nehmen sie doch an der Bildung eines neuen Geschöpfes als seine mütterliche und väterliche Anlage ganz gleichen Anteil.

Daß der Gedanke der Verschmelzung zweier Keime zu einer neuen Einheit den berühmten alten Naturforschern gar nicht in den Sinn gekommen ist, lag an dem Dogma der Präformation. Denn wenn die Keime, wie sie fest glaubten, schon die Miniaturgeschöpfe sind, zusammengesetzt aus vielen Organen, wie sollte es möglich sein, daß sie sich paarweise zu einem einheitlichen Organismus verbinden und gleichsam mit ihren Organen und Geweben in eins zusammenfließen?

Für uns aber, die wir gestützt auf die Errungenschaften der Zellentheorie wissen, daß Ei und Samenfaden abgelöste Zellen der Eltern, also relativ einfachere Elementarorganismen sind, trägt die Vorstellung der Verschmelzung keine derartigen Schwierigkeiten in sich und kann sich schließlich auf die durch die mikroskopische Forschung festgestellten Tatsachen berufen.

Dagegen ist jetzt an Stelle der alten eine neue Streitfrage getreten, die sich auch um das Verhältnis der Beteiligung der weiblichen und männlichen Keimzellen an dem durch ihre Vereinigung entstehenden Zeugungsprodukt handelt. Wenn bei der Entwicklung eines Tieres Eizelle und Samenfaden sich zu einer neuen Zelle verbinden und dem aus ihr entstehenden Kind ihre Eigenschaften in gleicher Weise vererben, dann ist es gewiß für

den Naturforscher eine auffällige Erscheinung, welche einer weiteren Aufklärung bedarf, daß beide Zellen mit so ungleicher Substanzmenge an der Substanzanlage des Kindes beteiligt sind. Uebertrifft doch bei vielen Tieren die Eizelle an Größe und Gewicht um das viel Tausend-, ja Millionenfache den winzigen Samenfaden. Man nehme nur die Dotter des Hühner- oder gar eines Straußeneies! Und doch sprechen viele Erscheinungen der Vererbungslehre dafür, daß Ei und Samenfaden, obwohl an Substanz so ungeheuer verschieden, in bezug auf die Vererbung von Eigenschaften einander gleichwertig sind. Das ist schon öfters von verschiedenen Seiten empfunden und ausgesprochen worden. So bemerkt z. B. Pflüger, veranlaßt durch seine Untersuchungen über Bastardierung bei anuren Betrachiern: „Spermatozoon und Ei muß man sich notwendigerweise als zwei im wesentlichen gleichartige, eine neue Einheit zeugende Potenzen denken."

Während aber alle Forscher sich mit einer derartigen allgemeinen und unbestimmten Feststellung begnügten, hat Nägeli (1884) zuerst in scharfsinniger Weise den Versuch gemacht, in die aus der Ungleichheit der Keimzellen sich ergebende wissenschaftliche Frage einzudringen und die Grundlagen für ein tieferes Verständnis in seiner Idioplasmatheorie zu legen. Er veröffentlichte sie als den wichtigsten Bestandteil seines umfassenderen, 1884 erschienenen Werkes über eine „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre". Hier unterscheidet Nägeli in den beiderlei Keimzellen zwei verschiedene Arten von Protoplasma, eine Art, welche in ihnen in gleichen Mengen vorhanden und Träger der erblichen Eigenschaften ist, und eine zweite Art, welche zwar im Ei in großer Masse angehäuft ist, dem Samenfaden aber ganz oder so gut wie ganz fehlt, und welche vorzugsweise den Ernährungsprozessen dient. Die eine bezeichnet er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma; er begründet die Notwendigkeit einer Unterscheidung dieser beiden Substanzen in folgender Weise:

„Idioplasma und gewöhnliches Plasma" — sagt er — „habe ich als verschieden angegeben, weil mir dies der einfachste und natür-

lichste Weg scheint, um die ungleichen Beziehungen der Plasmasubstanzen zu den erblichen Anlagen zu begreifen, wie sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung deutlich werden. An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen größeren Anteil an erblichen Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die spezifische Eigentümlichkeit des Idioplasma (nach einer gleichfalls von Nägeli ausgearbeiteten Hypothese) in der Anordnung und Beschaffenheit der Micelle, so läßt sich eine gleich große Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleichviel Idioplasma enthalten ist." Oder an anderer Stelle (p. 109): „Bei den Menschen erben die Kinder im allgemeinen gleichviel vom Vater wie von der Mutter. Nach den uns zugänglichen Merkmalen zu schließen, scheinen sie bald von der einen, bald von der andern Seite mehr empfangen zu haben, und sie gleichen in jedem einzelnen Merkmal bald dem Vater, bald der Mutter. Da aber viele Eigenschaften latent bleiben, und die wesentliche Erbschaft in der Beschaffenheit des Idioplasmas beruht, so ist eine ziemlich gleiche Beteiligung von väterlicher und mütterlicher Seite im höchsten Grade wahrscheinlich. Um jedoch jeder Meinung zu genügen, so wählen wir für unsere Betrachtung ein Kind, welches sowohl in der Jugend als im Alter ganz besonders dem Vater ähnlich ist, und das von der Mutter nur wenig bekommen zu haben scheint. Jedermann wird in diesem Falle das väterliche Erbe dem mütterlichen mindestens gleich groß, wenn nicht überlegen erachten."

Nägelis Idioplasmatheorie ist eine Spekulation, welche von der Ungleichheit der weiblichen und männlichen Keimzellen und von den Erscheinungen der Erblichkeit bei der Uebertragung der elterlichen Eigenschaften ausgeht und eine Erklärung hierfür zu geben versucht. Ihr Urheber behandelt es als eine offene Frage, welche Substanz in den Keimzellen als Idioplasma, welche als gewöhnliches

Ernährungsplasma zu betrachten ist und ob beide überhaupt sich mikroskopisch unterscheiden lassen.

Und doch gab es schon durch Beobachtung festgestellte Tatsachen der Zellen- und Befruchtungslehre, von welchen es nahe lag, sie mit der Idioplasmatheorie in Verbindung zu bringen, ihr dadurch eine morphologische Grundlage zu geben und für die weitere empirische Forschung erst wirklich fruchtbar zu machen. Dies erkannten beim Erscheinen von Nägelis mechanisch-physiologischer Theorie der Abstammungslehre gleichzeitig und unabhängig voneinander Oscar Hertwig (1884), der von Anfang an, schon 1875, als das Wesentliche beim Befruchtungsvorgang die Verschmelzung (Amphimixis) des Ei- und Samenkerns zum Keimkern bezeichnet hatte, und E. Strasburger (1884), welcher die bei Tieren festgestellten Erscheinungen des Befruchtungsprozesses in gleicher Weise auch für pflanzliche Objekte nachgewiesen hatte. Beide kamen, der eine in seiner Schrift: „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies", der andere in seinen „Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsprozeß bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung", zu dem gleichen Ergebnis; sie sprachen die Hypothese aus, daß die Kerne nach der Rolle, welche sie bei der Befruchtung, bei der Entwicklung und im Zellenleben spielen, als die Träger der erblichen Anlagen betrachtet werden müssen, und daß daher ihre Substanz, besonders wohl ihr Chromatin, dem Idioplasma von Nägeli entspricht.

Ihrer Ansicht schlossen sich schon im folgenden Jahr Weismann (1885) und Kölliker (1885), bald auch Hugo de Vries (1889) Richard Hertwig, Roux, Boveri und noch andere Forscher an.

Nachdem Nägelis Idioplasmatheorie in eine bestimmtere Form und in Zusammnnhang mit Verhältnissen des Zellenlebens, die der Beobachtung zugänglich sind, gebracht war, erwies sie sich bald als eine nützliche und anregende Arbeitshypothese. Als solche hat sie nicht nur auf zahlreiche Untersuchungen über den Bau des Kerns, über seine Veränderungen bei der Ei- und Samenreife, bei der Befruchtung etc., sondern auch auf die durch Mendels Entdeckung neu belebten Studien zur Vererbungslehre einen fördernden

und die Richtung bestimmenden Einfluß bis zum heutigen Tage ausgeübt, wie auf tierischem so auf pflanzlichem Gebiet. 1885 erschien die Schrift: „das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung“, in welcher Weismann seine Ansichten über eine hypothetische Architektur des Keimplasmas, seine Zusammensetzung aus Biophoren, Determinanten, Iden und Idanten niedergelegt hat. 1889 veröffentlichte Hugo de Vries seine ideenreiche Schrift über intracelluläre Pangenesis, auf welche er eine Reihe grundlegender Untersuchungen über allgemeine Fragen der Vererbung, der Bastardzeugung und Variabilität im Pflanzenreich folgen ließ. Von mehreren Seiten wurden verschiedene Nebenhypothesen über das weitere Schicksal der beim Befruchtungsakt vereinten elterlichen Kernsubstanzen in den Keimzellen aufgestellt, die Hypothese von der Autonomie des väterlichen und mütterlichen Chromatins, und die Hypothese von einer während der Synapsis stattfindenden Kopulation parallel zusammengelagerter Chromosomen; auch wurde der Versuch gemacht, die Sonderung in zwei Geschlechter aus Vorgängen bei der Verteilung des Chromatins während der Reduktionsteilungen zu erklären.

Eine Prüfung, inwieweit die von der ersten abgeleiteten Hypothesen mehr oder minder wahrscheinlich sind, soll im zweiten kritischen Teil dieser Schrift nicht vorgenommen werden, da durch ihre Annahme oder Ablehnung das Schicksal der allgemeinen Hypothese, auf deren Besprechung ich mich allein beschränken werde, in keiner Weise bestimmt wird. Bevor ich aber meine zweite Aufgabe in Angriff nehme, will ich noch kurz die hauptsächlichsten Gründe zusammenstellen, welche schon bei verschiedenen Gelegenheiten von mir zugunsten der Hypothese, daß der Kern der Zelle der Träger der erblichen Anlagen ist, und daß namentlich sein Chromatin dem Idioplasma von Nägeli entspricht, geltend gemacht worden sind. Ich ordne sie in 7 Gruppen.

1. Der wichtigste Grund ist als das Gesetz der Aequivalenz von Ei- und Samenkern von mir bezeichnet worden. Das heißt: In den sonst so sehr verschieden gebauten Keimzellen sind die Kerne die einzigen mikroskopisch nachweisbaren Bestand-

teile, welche mehr oder minder gleich groß sind und aus gleichartigen für das Zellenleben sehr wichtigen Substanzen in gleicher Menge bestehen. Wenn Nägeli aus den Erscheinungen der Vererbung den Schluß zieht, daß beide Eltern mit gleich viel Erbmasse an dem Aufbau der kindlichen Anlage beteiligt sind und auf diesem Argument, welches wir für vollkommen berechtigt halten, seine Idioplasmatheorie begründet, so können nach unserer mikroskopischen Kenntnis von der Zusammensetzung der beiden Keimzellen und von dem Ablauf des Befruchtungsprozesses bei der Frage, wo ist das Idioplasma zu suchen, überhaupt nur die beiden Kerne von Ei- und Samenzelle in Frage kommen. Den besten Beweis für ihre Aequivalenz hat Eduard van Beneden (1883) in seinen klassischen Untersuchungen über den Befruchtungsprozeß von Ascaris megalocephala bivalens geliefert, durch welche er die am Echinodermenei gewonnenen Kenntnisse noch in mehreren Richtungen vertieft hat. Ei- und Samenkern nehmen hier an der Zusammensetzung des Keimkerns mit je 2 gleichgroßen Chromosomen teil.

2. Als zweiten Grund nenne ich die Zerlegung der Kernsubstanz durch Karyokinese in gleichwertige Hälften, die auf alle Zellen, die vom befruchteten Ei abstammen, verteilt werden. Die Kernsubstanz, welche infolge der Teilung genau halbiert ist, wächst in jeder Tochterzelle während des Ruhestadiums ihres Kerns, der sich wieder zu einem Bläschen zurückverwandelt hat, zu der gleichen Masse an, welche in dem Mutterkern vor seiner Teilung enthalten war. Hierauf erfolgt eine neue Teilungsperiode und Halbierung und so fort in beständigem Wechsel. Alle Tochterzellen besitzen daher in entsprechenden Phasen des Zellenlebens, z. B. gleich nach einer neuen Teilung, denselben Gehalt an erblicher Kernsubstanz. Boveri hat dieses Verhältnis mit dem kurzen und treffenden Ausdruck als proportionales Kernwachstum bezeichnet.

Nach der auf p. 14 besprochenen Hypothese beruht nun aber das Wachstum und die Teilbarkeit der Kernsubstanz in letzter Instanz darauf, daß sie aus allerkleinsten elementaren Lebenseinheiten, den Bioblasten, zusammengesetzt ist, welche die Fähigkeit zu wachsen

und sich selbst zu teilen besitzen. Wir nehmen an, daß die Kernbioblasten qualitativ voneinander verschieden sind und daß bei jeder Teilung ihre Teilhälften gleichmäßig auf die Tochterzellen übertragen werden. Unter diesen Voraussetzungen muß jeder der zahllosen Kerne im ausgebildeten Organismus, da er nach dem Erfahrungssatz — Omnis nucleus e nucleo — vom Keimkern als dem Stammkern aller Kerngenerationen abstammt, Abkömmlinge von den Bioblasten der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanz zu gleichen Teilen in dem ursprünglichen Verhältnis besitzen.

Eine derartig genaue qualitative Teilung der Kernsubstanz ist durch den so komplizierten und in höchstem Grade auffälligen Prozeß der Karyokinese wohl ausführbar. Schon Roux hat ganz unabhängig von der Bioblastentheorie sehr treffend in seinem ausgezeichneten Aufsatz „Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren" dieselben als Mechanismen bezeichnet, welche es ermöglichen, „den Kern nicht bloß seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu teilen". Derartige Mechanismen sind die Umformung der Kernsubstanz (besonders des Chromatins) in einen außerordentlich langen, allerfeinsten Faden und die Längsspaltung desselben. Im Faden sind die einzelnen Bioblasten (Chromomeren von Heidenhain) — so kann man annehmen — nacheinander aufgereiht; auf der Teilung der Mutter- in Tochterkörner beruht die Längsspaltung des Fadens. Mittelst der Bildung von Chromosomen, Spindelfasern usw. wird dann die so eingeleitete qualitative Halbierung in der bekannten und leicht verständlichen Weise zu Ende geführt.

Wenn wir dies alles zusammenhalten, liefert uns der so eigenartige Prozeß der Karyokinese ebenfalls eine nicht unwichtige Stütze für die Ansicht, daß in der Kernsubstanz das hypothetische Idioplasma zu suchen ist. Denn auch die materiellen Träger der erblichen Anlagen oder die Erbeinheiten müssen wachsen und sich teilen wie die Kernbioblasten und müssen bei der Zellteilung erbgleich auf die Tochterzellen übertragen werden. Nur auf diese Weise lassen sich die Eigenschaften der Art in der Aufeinander-

folge der Generationen, die auf dem Prinzip der Zellteilung beruht, von einer auf die andere Generation vererben. Nur von diesem Gesichtspunkt aus eröffnet sich uns ein Verständnis für die Erscheinungen der Reproduktion und namentlich für die Tatsache, daß bei Pflanzen und niederen Tieren fast jede Zelle des Körpers idioplasmatisch befähigt ist, aus sich wieder das ganze Geschöpf, dessen Teil sie ist, mit allen seinen Eigenschaften hervorzubringen. Männliche und weibliche Keimzellen können bei vielen Lebewesen an den allerverschiedensten Stellen des Körpers gebildet werden; außer ihnen dienen zugleich noch Sporen, Knospen und andere vegetative Zellkomplexe, die bald an diesem, bald an jenem Körperteil entstehen, zur Erhaltung der Art auf ungeschlechtlichem Wege. Außer der Reproduktion fällt auch Licht auf die ihr verwandte Regeneration, auf das bei niederen Pflanzen und Tieren allgemein verbreitete, bei manchen Klassen höher organisierter Geschöpfe auf einzelne Organe (Amphibien) beschränkte Vermögen, die in Verlust geratenen, zuweilen sehr umfangreichen Körperteile wieder in derselben Form neuzubilden und vollständig zu ersetzen.

3. Von gleicher Wichtigkeit wie die beiden ersten Punkte ist der dritte Grund, den ich in den kurzen Ausdruck: Verhütung der Summierung der Erbmassen zusammengefaßt habe. Unter Summierung der Erbmassen aber wird folgendes verstanden:

Durch Vereinigung zweier Keimzellen A^1 und A^2 entsteht ein Zeugungsprodukt B, das infolge der Amphimixis die doppelte Idioplasmamasse enthält. Die beiden Idioplasmen $A^1 + A^2$ werden auf alle von B abstammenden Zellen, also auch, wenn wir als Beispiel einen Fall von Hermaphroditismus wählen, auf die nächste Generation der Ei- und Samenzellen B^1 und B^2 übertragen. Wenn bei der nächsten Fortpflanzung sich dann wieder die beiden Keimzellen B^1 und B^2 verbinden, so muß daraus eine neue Zellengeneration C entstehen mit der doppelten Idioplasmamasse von B oder der vierfachen von A. So würde bei jeder geschlechtlichen Zeugung einer nachfolgenden Generation die Idioplasmamasse in der befruchteten Eizelle in geometrischer Progression im Vergleich zu der als Ausgangspunkt genommenen Ahnengeneration anwachsen. Bald

würde der Punkt erreicht sein, wo in der Eizelle, geschweige denn in einem Samenfaden, kein Platz mehr für den sich lawinenartig vergrößernden Idioplasmakörper vorhanden ist. Es muß daher einer derartigen Summierung der Erbmassen, welche in der Generationenreihe die sich wiederholenden Befruchtungen zur Folge haben, durch irgendeinen Vorgang im Zellenleben, durch einen umgekehrten Prozeß, wieder entgegengewirkt werden. Wenn also durch die Befruchtung die Zahl der Erbeinheiten verdoppelt wurde, so muß sie jetzt wieder auf die Hälfte herabgesetzt werden. Allerdings darf bei der Herabsetzung auf die Hälfte die Eigenart des betreffenden Idioplasma, die auf dem vollen Besitz aller der Art eigentümlichen Anlagen beruht, nicht verloren gehen.

Daß eine Halbierung, welche diese Bedingungen erfüllt, wenigstens theoretisch möglich ist, ergibt eine einfache Ueberlegung. Da ein Befruchtungsprozeß nur zwischen Keimzellen, die artgleich sind oder von nahe verwandten Arten abstammen, möglich ist, so sind im kindlichen Idioplasma wenigstens zwei identische oder nur wenig variierende Serien von elementaren Anlagen, nämlich die vom Vater und die von der Mutter ererbten, vorhanden; vielleicht sind sie auch in ihm, wie de Vries, Correns (1905) u. a. annehmen, zu Anlagenpaaren verbunden.

Wenn nun die so doppelt vorhandenen, korrespondierenden elementaren Anlagen wieder durch irgendeinen Prozeß voneinander getrennt und auf die Generation der Keimzellen, welche die nächste Befruchtung bewirken, verteilt würden, wäre der Summierung vorgebeugt, und der Charakter des Idioplasmas, abgesehen von untergeordneten Varianten, trotzdem erhalten: denn jeder Idioplasmakörper ist jetzt zwar nur halb so groß und enthält nur halb so viel elementare Einheiten wie vorher, aber er besitzt noch von ihnen, wie ich mich wohl ausdrücken darf, ein volles Sortiment, welches für die betreffende Organismenart eigentümlich ist.

Ein derartiger Vorgang ist von der Halbierung des Idioplasmas, wie sie sich bei der gewöhnlichen Zellteilung abspielt, wesentlich verschieden. Denn bei der gewöhnlichen Zellteilung wachsen die elementaren Anlagen auf das Doppelte ihrer Größe und teilen sich

in entsprechende Hälften, welche hierauf auf die Tochterzellen verteilt werden. Diese erhalten daher die korrespondierenden Anlagen von Vater und Mutter, also ein doppeltes Sortiment wie die Eizelle nach der Befruchtung. Dagegen hat in dem zuletzt angenommenen Fall ein Wachstum und eine Teilung der Anlagen gar nicht stattgefunden, sondern ihre ursprüngliche Anzahl wird halbiert. Infolgedessen besitzt die Zelle nur noch ein einfaches Sortiment, wie Ei und Samenfaden vor der Befruchtung, und einen Idioplasmakörper von der halben Größe.

Gibt es nun einen Prozeß, der sich im Verlauf der Entwicklung der Kernsubstanzen abspielt und in der Weise, wie es die Idioplasmatheorie voraussetzt, gedeutet werden kann? In der Tat gibt es einen solchen sowohl in der Oogenese wie in der Spermiogenese. Es ist die so viel untersuchte, die so außerordentlich merkwürdige und interessante **Reduktionsteilung.** Dieselbe wurde zuerst in der Oogenese während eines Stadiums, das ich Reifeprozeß genannt habe, beobachtet. Sie besteht darin, daß die chromatische Substanz des Keimbläschens einen Faden bildet, der sich der Länge nach spaltet und darauf in Chromosomen abteilt, deren Zahl der der Tochterchromosomen in der Mitte der Karyokinese einer gewöhnlichen Gewebezelle entspricht. Anstatt in Paaren werden aber hier die Chromosomen in einer Weise, die nur in der Entwicklung der Geschlechtszellen vorkommt, in Vierergruppen angeordnet; hierauf werden sie durch 2 Teilungsprozesse, die sich ohne ein dazwischentretendes Ruhestadium aufeinander folgen, was sonst ebenfalls an anderen Orten niemals bemerkt worden ist, auf 4 Zellen verteilt, auf das reife Ei und auf die drei winzigen Polzellen. Von jeder Vierergruppe des Keimbläschens erhält hierbei jede Zelle nur 1 Chromosom. Durch die doppelte Teilung ist also die ganze Chromatinmasse des Keimbläschens und die Zahl der zu vier verbundenen Chromosomen nicht wie bei einer gewöhnlichen Karyokinese halbiert, sondern geviertelt worden. Infolgedessen ist der Eikern, wie der Kern der 3 Polzellen, gewissermaßen nur noch ein Halbkern; denn er besitzt nur die halbe Zahl der Chromosomen und nur die halbe Masse von Chromatin, wie sie für die Kerne von

3



Embryonalzellen und Gewebezellen derselben Organismenart nach dem Zahlengesetz der Chromosomen charakteristisch sind.

Die beiden Teilungen sind von Weismann als Aequations- und Reduktionsteilung voneinander unterschieden worden. Bei der Aequationsteilung, welche wahrscheinlich die erste ist, werden die durch Längsspaltung des Chromatinfadens entstandenen Paare von Tochterchromosomen wie bei der gewöhnlichen Karyokinese auf die Tochterzellen verteilt. Bei der Reduktionsteilung dagegen werden dieselben Chromosomen, die zu der Aequationsteilung gedient haben, ohne sich durch Wachstum vergrößert und der Länge nach wieder gespalten zu haben, noch einmal in 2 Gruppen verteilt. Es liegt aber auf der Hand, daß dieser merkwürdige, für die Oogenese über jeden Zweifel festgestellte Vorgang, bei welchem nur noch nebensächliche Punkte strittig sind, in jeder Beziehung geeignet ist, um die oben besprochene, von der Idioplasmatheorie geforderte Verhütung der Summierung der Erbmassen herbeizuführen. Durch die Aequationsteilung erhält jede Zelle das doppelte Sortiment der Erbeinheiten, bei der Reduktionsteilung werden die beiden Sortimente voneinander getrennt; hierdurch ist die durch Befruchtung hervorgerufene Summierung des Idioplasma wieder rückgängig gemacht worden.

Wenn der Reifeprozeß des Eies dem hier entwickelten wichtigen Zweck wirklich dient, so müßte notwendigerweise ein entsprechender Vorgang sich auch in der Spermiogenese beobachten lassen. Die Uebereinstimmung ist dann bald darauf in der Tat auch von Platner (1889) durch das Studium der Samenbildung bei Lepidopteren sehr wahrscheinlich gemacht und von mir in der Schrift „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden“ (1890) Punkt für Punkt auf das vollständigste bewiesen worden.

Spricht eine derartige weitverbreitete Gesetzmäßigkeit, wie sie in biologischen Verhältnissen gewiß nur selten beobachtet wird, nicht in höchstem Grade zugunsten unserer Hypothese?

4) An das Reduktionsproblem oder die Verhütung der Summierung der Erbmasse schließt sich ein viertes Argument an, welches sich den Experimenten über Bastardzeugung

entnehmen läßt. Mit Recht haben auf diesem Gebiet die ausgezeichneten Forschungen von Mendel (1865) jetzt allgemeine Anerkennung gefunden. Die beiden von ihm entdeckten Prävalenz- und Spaltungsregeln sind durch Correns, de Vries, Tschermak und andere Forscher bestätigt und durch eingehendes Studium zahlreicher Fälle noch fester gestützt worden. Aus beiden Regeln hat man den Schluß gezogen, daß bei der Bastardierung zweier Varietäten ein Bastard-Idioplasma gebildet wird, und daß in ihm die antagonistischen Merkmale, durch welche sich die Eltern voneinander unterscheiden, zu Anlagepaaren vereint sind. So entsteht z. B. durch die Verbindung von weiß- und rotblühenden Erbsenvarietäten im Bastard-Idioplasma ein Anlagenpaar für rote und weiße Blütenfarbe, oder durch Verbindung zweier Brennesselvarietäten mit gesägtem resp. glattem Blattrand ein Anlagenpaar für diese entgegengesetzten Blatteigenschaften. Durch die Teilungen der Eizelle wird das Bastard-Idioplasma auf alle Zellen des Bastards übertragen und bestimmt die ihn von seinen Eltern unterscheidenden Charaktere. Hierbei können die Anlagenpaare entweder gleichmäßig zur Wirkung kommen und eine Mittelform hervorrufen (intermediäre Vererbung) oder die eine von ihnen dominiert, während die andere latent bleibt (Vererbung mit dominierendem Merkmal). Eine Ausnahme von allen Somazellen machen indessen merkwürdigerweise die sich im Bastard entwickelnden Keimzellen. In ihnen bleibt das Bastard-Idioplasma als solches nicht erhalten.

Die bei der Befruchtung entstandenen, antagonistischen Anlagenpaare, welche den Charakter des Bastards bestimmt haben, werden jetzt wieder voneinander gespalten, und es werden die Anlagen nach ihrer Trennung einzeln auf die reifen männlichen und weiblichen Keimzellen verteilt, wie man aus den Eigenschaften der aus ihnen bei Selbstbefruchtung entstehenden Individuen zweiter und dritter Generation schließen muß. Die Keimzellen schlagen also in der Konstitution ihres Idioplasma mehr oder minder wieder auf die zur Bastardierung benutzten elterlichen Ausgangsformen zurück. In den oben erwähnten Erbsenbastarden entstehen Eizellen und

3*

Pollenkörner, von denen diese wie jene zur Hälfte der weißen, zur anderen Hälfte der roten Varietät in der Beschaffenheit ihres Idioplasma gleichen. Entweder besitzen sie die Anlage „weiße Blütenfarbe“ oder die Anlage „rote Blütenfarbe“. Ebenso erhalten die vom Brennesselbastard ausgebildeten männlichen resp. weiblichen Keimzellen durch die Spaltung des oben erwähnten Anlagenpaares zur einen Hälfte die Anlage „gesägter Blattrand“, zur anderen Hälfte die Anlage „glatter Blattrand“ allein zugeteilt; infolgedessen schlagen sie wieder teils zum Typus Urtica pillulifera, teils zum Typus U. Dodartii zurück.

Es liegt gewiß sehr nahe, die aus den Experimenten von Mendel und anderen Forschern abgeleitete Spaltungsregel mit den Entdeckungen über die Ei- und Samenreife, die ganz unabhängig auf mikroskopischem Gebiete gewonnen worden sind, in Verbindung zu bringen. Dann vollzieht sich der physiologische Vorgang der Anlagespaltung durch den auf morphologischem Gebiete nachgewiesenen Reduktionsvorgang; der erstere ist gleichsam der mit experimentellen Methoden geführte Nachweis, daß der Summierung zweier Idioplasmen, welche eine Folge der Befruchtung ist, wieder entgegengewirkt wird durch eine Trennung und Halbierung der Zahl der Erbeinheiten, welche sich in der nächsten Generation der Keimzellen während der Ei- und Samenreife vollzieht (siehe Zusatz V).

Die sich so ergebende Uebereinstimmung zwischen zwei Beobachtungsreihen, auf zwei getrennten Forschungsgebieten ist gewiß in höchstem Grade bemerkenswert.

Gegenüber den eben besprochenen vier Argumenten erscheinen mir die folgenden weniger wichtig, aber doch noch wichtig genug, daß sie eine kurze Erwähnung verdienen, nämlich: 5. die vegetative Befruchtung, 6. der gleichartige Verlauf und die weite Verbreitung des Befruchtungsprozesses fast im ganzen Organismenreich, 7. das Verhalten des Protoplasma gegenüber der Kernsubstanz.

5. Was die vegetative Befruchtung betrifft, so ist dieselbe ja erst in jüngster Zeit durch Nawashin bei den Angiospermen

entdeckt worden. Sie besteht darin, daß mit dem sekundären Embryosackkern sich der zweite der beiden generativen Kerne des Pollenschlauches verbindet. Hierdurch werden die Eigenschaften der Pflanze, welche den Pollen für die Befruchtung geliefert hat, auf eine vegetative Zelle übertragen, welche durch ihre rasche Vermehrung unter Bildung zahlloser Mitosen das Endosperm liefert: Wenn der Pollen von einer Varietät oder einer verwandten Pflanzenart herrührt, so entsteht infolge dieser „vegetativen Befruchtung" ein Bastardendosperm, und es kommen die früher unbegreiflichen, abnormen Fruchtbildungen zustande, denen man den Namen Xenien, Gastgeschenke, gegeben hat. Strasburger nennt daher die vegetative Befruchtung „einen neuen, schönen Beweis für die Ansicht, daß die Zellkerne wirklich die Träger der erblichen Eigenschaften sind".

6. Nachdem bei den Echinodermen die Verschmelzung von Ei- und Samenkern bei der Befruchtung entdeckt worden war, ist die außerordentlich weite Verbreitung dieses Vorgangs von Jahr zu Jahr mehr nachgewiesen worden, nicht nur in allen Klassen des Tierreichs, sondern ebensogut auch im Pflanzenreich bei Kryptogamen und Phanerogamen. Auch bei den niedersten Geschöpfen, bei Algen und Pilzen, bei Infusorien, Rhizopoden, Flagellaten u. s. w. ist Befruchtung eine sehr häufig beobachtete Erscheinung. Und überall besteht sie in Kernkopulation. Sogar der Reduktionsprozeß ist als notwendige Ergänzung zur Befruchtung fast in allen Abteilungen des Organismenreichs, wenn nicht in derselben, so doch in prinzipiell ähnlicher Form wie bei der Ei- und Samenreife der Tiere festgestellt worden.

7. Zum Schluß endlich sollen noch kurz die wichtigsten Gründe besprochen werden, aus denen sich schließen läßt, daß, wenn man auch das Protoplasma als Träger vererbbarer Eigenschaften mit in Anspruch nehmen will, ihm jedenfalls hierbei ein nur untergeordneter Anteil zufallen kann. Es handelt sich also im folgenden gleichsam um einen apagogischen Beweis.

a) Vom Protoplasma sehr vieler Eier kann man vor der Befruchtung sehr große Mengen an dieser oder jener Stelle abtrennen,

ohne daß der Rest, wenn er befruchtet wird, die Fähigkeit verliert, einen ganzen vollständigen Organismus zu bilden. Das Protoplasma kann also nur wenig aus qualitativ ungleichen Erbeinheiten zusammengesetzt sein. Derselbe Schluß läßt sich auch aus den bekannten Experimenten ziehen, daß bei zwei-, vier- und sogar achtgeteilten Eiern die einzelnen Embryonalzellen sich durch Schütteln voneinander trennen lassen. Denn alsdann läßt sich noch aus jedem Teilstück, trotzdem es nur aus der Hälfte, aus einem Viertel oder einem Achtel der ursprünglichen Protoplasmamenge besteht, gleichwohl noch ein vollständiger Organismus gewinnen. Nehmen wir also in der Zusammensetzung des Protoplasma auch elementarere Lebenseinheiten an, wie wir es für das Idioplasma getan haben, so müßten sie jedenfalls voneinander nur wenig verschieden und die gleichartigen müßten in einer sehr großen Auflage vertreten sein; denn sonst würde doch bei der künstlichen Trennung des Eies diesem oder jenem Teilstück irgendeine erbliche Anlage abhanden kommen müssen, was aber nicht der Fall ist. Zum gleichen Schluß führt die Vergleichung von Ei- und Samenfaden. Wenn im Protoplasma des letzteren alle Erbeinheiten nur einmal, müßten sie im Ei in tausend- und millionenfacher Auflage mehr oder minder gleichmäßig durcheinander gemischt enthalten sein.

b) Auf eine Zusammensetzung des Protoplasma aus mehr gleichartigen Teilen schließt auch Roux aus dem Verlauf der Zellteilung. In dem Umstand, daß für die Kernteilung so komplizierte Einrichtungen zur qualitativen Teilung getroffen sind, sieht er einen Beweis dafür, „daß der Zellenleib in viel höherem Maße durch Wiederholung gleich beschaffener Teile gebildet wird als der Kern". Er folgert daraus, „daß für die Entwicklung des Embryo, sowie vielleicht auch für das Regenerationsvermögen der niederen Tiere der Kern wichtiger ist als der Zellenleib, eine Folgerung, welche in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ergebnissen über den Vorgang der Befruchtung steht".

c) Von verschiedenen Gesichtspunkten aus kann es ferner bezweifelt werden, ob überhaupt die minimale Menge des Protoplasma in den männlichen Keimzellen irgendwie beim Befruchtungsprozeß

von Bedeutung ist. Wie von mir schon 1884 geltend gemacht worden ist, besteht bei den tierischen Spermatozoen der kontraktile Faden nicht mehr aus ursprünglichem Protoplasma, sondern ist ein Plasmaprodukt; er ist, wie die Muskelfibrille, ein zu einem bestimmten Arbeitszweck angepaßtes und umgewandeltes Plasma (bei Sagitta zeigt er sogar Querstreifung). Von einer Substanz aber, welche Anlagen der Eltern auf das Kind übertragen soll, werden wir annehmen müssen, daß sie sich noch in einem ursprünglichen, histologisch-undifferenzierten Zustand befindet. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, kann der kontraktile Faden der Spermatozoen nur die einzige Bedeutung eines Bewegungsorgans haben, welches die Aufgabe hat, den allein befruchtenden Kernstoff mit der Eizelle in Berührung zu bringen. Wo der kontraktile Faden in das Ei mit eindringt, was auch nicht stets der Fall zu sein scheint, zerfällt er in Körnchen, wird aufgelöst und kann, ebenso wie die sich auflösende, plasmatische Substanz der Samenkörper der Nemotoden, im Ei nicht weiter mikroskopisch verfolgt werden.

In ähnlicher Weise argumentiert J. Sachs: „Was (bei vielen Kryptogamen) durch die Zoospermien in die Eizelle hineingetragen wird, ist das Nuclein; denn man darf glauben, daß die einzige Bedeutung der nicht aus Nuclein bestehenden Cilien eben nur die von Bewegungsorganen ist“ (Sachs 1882 p. 943).

Mit Entschiedenheit stellt auch Strasburger in einer soeben erschienenen Arbeit (1908) eine Beteiligung von Protoplasma des Pollenschlauchs bei der Befruchtung der Angiospermen in Abrede. Nach seinen an Lilium angestellten Beobachtungen schlüpft in die Eizelle nur ein nackter Spermakern ein, um sich mit dem Eikern zu vereinigen. „Die Sichtung der Erscheinungen, welche bei Angiospermen die Befruchtung vorbereiten“, bemerkt Strasburger, „erlaubt nur den einen Schluß, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind.“

d) Daß das Protoplasma bei der Befruchtung nicht in Betracht kommt, beweisen meiner Ansicht nach auch die bei Infusorien beobachteten Erscheinungen. Wenn 2 Paramäcien z. B. sich zu einem Paar verbunden haben, so entsteht zwischen ihren Körpern,

die sonst ganz getrennt bleiben, nur an einer kleinen Stelle ihrer Berührungsfläche eine schmale protoplasmatische Verbindungsbrücke; durch sie findet dann ein wechselseitiger Austausch von Kernsubstanzen durch die sogenannten Wanderkerne statt, die den Spermakernen der Pflanzen und Tiere entsprechen. Sowie der Austausch beendet ist, trennen sich die Pärchen wieder voneinander, die ausgetauschten Wanderkerne aber vereinigen sich mit den stationären Kernen, die im Infusorienkörper noch außerdem vorhanden und den Eikernen vergleichbar sind. Beide zusammen bilden den Keimkern. Alle sichtbaren Erscheinungen im Infusorienkörper vor, während und nach der Befruchtung laufen, wie man sich ausgedrückt hat, auf eine Verjüngung des Kernapparates hinaus.

e) Als letztes wichtiges Argument hebe ich endlich noch hervor, daß das Protoplasma bei allen Vorgängen der Entwicklung und Regeneration gegenüber der Kernsubstanz in den Hintergrund tritt. In der ganzen Anfangsperiode der Entwicklung, die um so länger dauert, je höher das Tier organisiert ist, bestehen alle Veränderungen im Grunde genommen in nichts anderem als in der Vermehrung, Individualisierung und gesetzmäßigen Verteilung der Kernsubstanzen.

Durch den komplizierten Prozeß der Karyokinese teilt sich der Keimkern der Eizelle in 2, 4, 8, 16, 32 etc. und endlich in Hunderte und Tausende von Kernen, die sich nach allen Richtungen im Protoplasma verbreiten und am Ende des Furchungsprozesses, nur von dünnen Protoplasmahüllen umgeben, ganz dicht aneinander, Kern an Kern, zu liegen kommen. Die so massenhafte Vermehrung der Kernsubstanz, welche das am meisten hervorstechende Merkmal der ersten Embryonalperiode ist, kann nur auf Kosten des Protoplasma und der in es eingebetteten Nährsubstanzen geschehen sein. Denn am Anfang ihrer Entwicklung bezieht die Eizelle als ein in sich abgeschlossener Organismus bei den meisten Wirbellosen und Wirbeltieren von außen nur Wärme, Sauerstoff und eventuell Wasser. Wahrscheinlich werden bei der Vermehrung der Kernsubstanzen, einem sehr komplizierten chemisch-biologischen Prozeß, einfacher organisierte in höher organisierte Eiweißverbindungen übergeführt, und zwar werden durch ihn väterliche und mütterliche Kernsubstanzen,

die in großen Eizellen zur Zeit der Befruchtung ganz verschwindend kleine Mengen sind, gleichmäßig und in geometrischer Progression so stark vermehrt, daß sie bald fast der Hälfte des Protoplasma gleichkommen.

Während also mit Beginn der Entwicklung das Protoplasma abnimmt, haben sich auf seine Kosten die beiden Substanzen, die nach unserer Hypothese die Träger der erblichen Eigenschaften sind, in aequivalenten Mengen in einer geradezu riesenhaften Weise vermehrt. Demgegenüber will uns die Zerlegung des Protoplasmas in Stücke durch den Furchungsprozeß als ein Vorgang von relativ untergeordneter Bedeutung erscheinen. Am besten tritt dies in solchen Fällen hervor, wo, wie bei vielen Eiern der Arthropoden, die Zellteilung anfangs unterbleibt und die Kernvermehrung das einzige ist, was am Beginn der Embryonalentwicklung überhaupt stattfindet.

Erst wenn die Substanz, welche nach unserer Hypothese die Gestaltungsvorgänge beherrschen soll, in genügender Menge gebildet ist, beginnt das zweite Entwicklungsstadium, die morphologische Sonderung, an welche sich dann bald als drittes Stadium nach und nach die histologische Sonderung anschließt.

Solange die Eizelle nur einen einzigen Kern, das Keimbläschen, besitzt, kann sie zwar durch Stoffaufnahme im Eierstock ganz kolossale Dimensionen erreichen, wie der Eidotter eines Straußeneies lehrt; trotzdem rückt sie auf diesem Wege ihrem Ziel, einen tierischen Körper zu bilden, auch nicht um eines Haares Breite näher, selbst dann nicht, wenn sie in dieser Art noch weiter wüchse, bis sie an Volumen dem Tiere, zu dem sie werden soll, gleichkäme. Zur morphologischen und histologischen Sonderung der Dottermasse ist eben eine Vorbedingung die Vermehrung und Verteilung der Kernsubstanz durch den Eikörper. Wenn hierin die Aufgabe des ersten Entwicklungsstadiums besteht, so ist dies ein neuer Wahrscheinlichkeitsbeweis, daß die Kernsubstanz die von uns angenommene Bedeutung hat.

Was die aus dem befruchteten Ei entstehende „embryonale

Substanz" auszeichnet, ihr ungemein großer Kernreichtum, das ist ebenso auch das Charakteristikum jeder Substanz, welche, wie es so häufig bei Pflanzen und Tieren vorkommt, zur Entwicklung neuer Teile, neuer Organe und Gewebe auch am ausgebildeten Körper dient. Die Vegetationspunkte der Pflanzen an den Enden der Wurzeln und Sprossen, die jüngsten Knospen, aus denen Blätter und Blüten entstehen, sind nichts als minimale Mengen embryonaler Substanz, welche die verschiedenartigen, von ihr ausgehenden Gestaltungsprozesse beherrscht. Wie in einer tierischen Keimscheibe sind die Zellen sehr klein, mit wenig Protoplasma, aber verhältnismäßig großen Kernen ausgestattet; im Vergleich zum ausgebildeten Pflanzengewebe kontrastiert die an Masse so geringfügige, an latenter Energie so reiche Substanz, von welcher alle Organbildung der wachsenden und knospentreibenden Pflanze ausgeht, durch ihren kolossalen Reichtum an Chromatin.

Wie die Vegetationspunkte bei den Pflanzen verhalten sich die Knospen, welche bei Hydroidpolypen, Bryozoen, Tunikaten zur Anlage neuer Individuen am Tierstock oder bei Anneliden zur Anlage neuer Segmente beim Längenwachstum des Körpers dienen.

Desgleichen sind hier die kleinzelligen Knospen zu nennen, welche bei vielen Wirbellosen, aber auch bei manchen Wirbeltieren an der Wundfläche abgetrennter Körperteile sich bilden und den Ersatz des Verlorenen durch Regeneration bewerkstelligen. Es sind embryonale, besonders durch ihren Kernreichtum ausgestattete Substanzmassen. Wenn wir dies überall wiederfinden, liegt es da nicht nahe, die Substanz, welche im morphologischen Bild ohne Ausnahme in den Vordergrund tritt, auch für die physiologischen Eigenschaften der Vegetationskegel, der Knospen, des Regenerationsgewebes verantwortlich zu machen?

In dieser Weise kann die Zahl der Argumente, welche für die idioplasmatische Natur der Kernsubstanz sprechen, noch um viele vermehrt werden. Es lassen sich auch zahlreiche Beobachtungen und Experimente zusammenstellen, aus denen man folgern kann, daß die Kerne auf die formativen Prozesse der Zelle einen beherrschenden Einfluß ausüben; es würde mich indessen zu weit führen,

hierauf noch näher einzugehen; ich begnüge mich daher betreffs derselben mit einem Hinweis auf die zweite Auflage meiner Allgemeinen Biologie, wo ich sie im zehnten Kapitel, p. 248—260, kurz zusammengestellt und besprochen habe.

Zweiter Abschnitt.

Einwände und ihre Besprechung.

Die Lehre, daß die in dem Kern der Zelle enthaltenen Substanzen, besonders das Chromatin, die Träger der erblichen Anlagen und das Idioplasma von Nägeli seien, ist eine Hypothese. Als solche ist sie jederzeit von mir angesehen und bezeichnet worden; als solche soll sie auch in dieser Schrift besprochen werden. Bei diesem Standpunkt ist es zugleich aber meine Ueberzeugung, daß die Hypothese zwei große Vorzüge besitzt. Einmal werden durch sie sehr zahlreiche Beobachtungen auf dem Gebiete der mikroskopischen Anatomie und Entwicklungslehre des gesamten Organismenreichs, Beobachtungen über den Befruchtungsprozeß, über Ei- und Samenreife, über Zellteilung, über Reproduktion und Regeneration, ferner wichtige Experimente auf verschiedenen Gebieten des Zellenlebens, wie es in diesem Maße bei biologischen Hypothesen sehr selten der Fall ist, unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht und bis zu einem bestimmten Grade erklärt. Zweitens läßt sich die Hypothese einer genaueren Prüfung auf ihre Richtigkeit an den Erscheinungen der Natur unterwerfen; im Gegensatz zur Idioplasmatheorie fordert sie gleichsam den Forscher unausgesetzt zur Vornahme von Untersuchungen über die durch sie angeregten Fragen heraus; sie ist in jeder Beziehung eine Arbeitshypothese.

Und in diesem Punkte werden auch ihre Gegner zugestehen müssen, daß sie in reichem Maße das erfüllt hat, was Sachs von einer Hypothese verlangt: „daß sie fruchtbar ist, daß aus ihr neue Gedanken, neue Forschungswege gefunden werden“. Unter ihrem Einfluß haben sich viele Forscher in das mühsame Studium der feinsten Kernveränderungen bei der Ei- und Samenbildung, bei dem Reduktions- und dem Befruchtungsprozeß vertieft und im Tier- und Pflanzenreich neue interessante Erscheinungen entdeckt.

Damit Hypothesen ihren Zweck erfüllen, müssen sie beständig an den realen Erscheinungen der Natur — je mehr, um so besser — geprüft und kritisiert werden. Ich würde es selbst am meisten bedauern, wenn die Hypothese von der Bedeutung der Kernsubstanzen schon jetzt, bei der Unvollkommenheit unseres Wissens, zum Dogma erstarren sollte, und betrachte daher auch den Widerspruch, dem sie hier und dort begegnet, als kein unerfreuliches Zeichen. Lehrt er doch, daß man sich mit den durch sie aufgeworfenen Fragen beschäftigt. Mit Kritik und Gegenkritik werden aber gewiß unsere Anschauungen über das so schwierige Vererbungs- und Entwicklungsproblem der so notwendigen Klärung allmählich entgegengeführt werden.

Von den Einwänden, die gegen unsere Hypothese erhoben worden sind, will ich nur die wichtigsten besprechen. Ich teile sie in 3 Gruppen.

Erste Gruppe von Einwänden.

Schon öfters und von verschiedenen Seiten ist geltend gemacht worden, daß nur die Zelle in ihrer Totalität als die Anlage für das sich aus ihr entwickelnde Geschöpf aufgefaßt werden könne. Ebensogut wie durch den Kern würden auch durch das Protoplasma erbliche Anlagen überliefert; daher sei es nicht gerechtfertigt, der Kernsubstanz eine Vorzugsstellung vor dem Protoplasma einzuräumen, zumal beide nicht getrennt voneinander existenzfähig seien.

In diesem Sinne bemerkt Verworn: „Die physiologische Denkweise wird sich kaum jemals mit dem Gedanken *einer einzelnen Vererbungs*substanz, die irgendwo in der Zelle lokalisiert sein und bei der Fortpflanzung übertragen werden soll, befreunden können.“ Was den Charakter einer Zelle bestimme, sei ihr eigentümlicher Stoffwechsel. Sollten also die Eigentümlichkeiten einer Zelle vererbt werden, so muß ihr charakteristischer Stoffwechsel vererbt werden, und das ist nur denkbar, wenn Kernsubstanz und Protoplasma mit ihren Stoffbeziehungen auf die Tochterzellen übertragen werden. Das gelte von der geschlechtlichen Fortpflanzung der höheren Tiere ebenso wie von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der einfachen

Organismen; nur werde bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Stoffwechsel zweier Zellen, der Ei- und Samenzelle, durch den Befruchtungsvorgang kombiniert zu einer einzigen Resultante, dem Stoffwechsel der Nachkommen, die aus der befruchteten Eizelle hervorgehen und daher Charaktere von beiden Eltern besitzen.

Dem Standpunkt von Verworn pflichtet auch C. Rabl bei, er erklärt: „Eine bloß auf einen einzelnen Zellbestandteil beschränkte „Vererbungssubstanz“ gibt es nicht. Zur Vererbung, zur Wiederholung der Entwicklungsprozesse, als deren Endresultate die Eigencshaften der Eltern im Kinde wieder erscheinen, sind alle Zellbestandteile in gleicher Weise nötig.“

Nicht weniger entschieden wendet sich Fick in verschiedenen Schriften gegen eine Lokalisation der Vererbungssubstanz und glaubt „durch seine Auseinandersetzung den Beweis geliefert zu haben, daß die Annahme des Kernvererbungsmonopols fallen gelassen werden muß, da für die Annahme der Mitbeteiligung des Protoplasmas zwingende Beweise vorgebracht werden können.“

Am energischsten spricht sich wohl Conklin aus in den Worten: „Since heredity includes a series of fundamental vital processes such as assimilation, growth, division and differentiation, there is something primitive and naive in the view that this most general process can be localized in one specific part of the cell — something which recalls the long-past doctrines that the life was located in the heart or in the blood, or the ancient attempts to find the seat of the soul in the pineal gland or in the ventricles of the brain.“ Als einen weiteren Beweis gegen unsere Hypothese fügt er noch hinzu: „If hold rigidly, this theory involves the assumption, that the cytoplasm and all other parts of the cell are the products of the chromosomes, and that therefore the chromosome and not the cell is the ultimate independent unit of structure and function, — an assumption which is contrary to fact.“

Die hier angeführten Aussprüche namhafter Forscher sind so allgemein gefaßt und behandeln die Fragen, die ich im ersten Teil auseinandergesetzt habe, vielfach von einem so ganz anderen Standpunkt aus, daß Mißverständnisse kaum ausbleiben können, und daß

vor allen Dingen der unbeteiligte Dritte sich in dem Streitfalle schwer zurechtfinden wird. Es ist mir daher erwünscht, meine Stellungnahme zu der ersten Gruppe der Einwände klarzulegen.

Von vornherein ist gleich zur Klärung der Sachlage hervorzuheben, daß es sich in der Hypothese vom Idioplasma und von der Bedeutung der Kernsubstanzen, wie Fick ganz richtig hervorgehoben hat, um ein Lokalisationsproblem handelt. Es ist durch sie der Versuch gemacht worden, die wichtigste physiologische Eigenschaft der Keimzellen, die Merkmale der Eltern auf die Kinder zu vererben, mit einem bestimmten materiellen Substrat in Verbindung zu bringen. Die Hypothese geht also von dem wohl berechtigten allgemeinen Grundsatz aus, daß bestimmte Kräfte an bestimmten Stoffen haften.

Mit dieser Feststellung scheiden schon eine Reihe von Einwänden aus, da von ihnen das aufgestellte Lokalisationsproblem entweder nicht berührt oder umgangen wird. Ich rechne hierher Einwände wie die von Verworn und Conklin erhobenen, gegen die sich übrigens auch sonst noch mancherlei sagen ließe. Denn unsere Hypothese beschäftigt sich gar nicht mit dem charakteristischen Stoffwechsel der Zelle und ebensowenig mit den Stoffbeziehungen zwischen Kernsubstanz und Protoplasma (Verworn), sie beschäftigt sich auch nicht mit den fundamentalen Lebensprozessen der Assimilation, des Wachstums, der Teilung und Differenzierung (Conklin) sondern — ich hebe es noch einmal hervor — sie handelt von einem oben genau definierten und begrenzten Lokalisationsproblem, also von einer Aufgabe, welche dem Biologen in der verschiedenartigsten Weise von der Wissenschaft gestellt wird. Wenn der Anatom ein Tier zergliedert, so kann er bei jedem Organ, bei jedem Gewebe die Frage aufwerfen, wozu dient dieser besondere Teil, welche Teilfunktion hat er im Gesamtorganismus zu verrichten, und wenn diese Frage noch nicht ihre klare Beantwortung erfahren hat, wie bei den Nebennieren, der Thymus, der Hypophysis etc., so wird er durch Beobachtung und Experiment eine solche zu finden suchen. Und umgekehrt, wenn der Physiologe sich mit den Funktionen eines Organismus beschäftigt, so muß er vor allen Dingen sich darüber

Klarheit zu verschaffen suchen, von welchen materiellen Einrichtungen, von welchen Organen und Strukturen die Funktionen ausgehen. Auf diesem Wege hat die physiologische Forschung zum Riech-, Schmeck- und Hörvermögen die ihnen dienenden materiellen Einrichtungen in den Riechzellen der Riechschleimhaut, in den Schmeckbechern der Zunge, dem Cortischen Organ, den Maculae und Cristae acusticae des Labyrinths und so überall gefunden. Es ist der uralte Forschungsweg der Biologie, daß man zum Organ die Funktion, und zur Funktion das Organ sucht.

Daß die Forschung mit der gleichen Fragestellung bei der Zelle Halt machen sollte, liegt kein Grund vor. Denn auch die Zelle ist ein Organismus, der viele verschiedenartige Funktionen ausüben kann und in welchem die mikroskopische Forschung immer zahlreichere Strukturteile, die man mit Recht häufig auch als Zellorgane bezeichnet, nachgewiesen hat. Somit ergeben sich auch auf cellulärem Gebiete ebensoviele Lokalisationsprobleme, als in der Zelle auf der einen Seite verschiedenartige Strukturteile, auf der anderen verschiedenartige Aeußerungen des Lebens beobachtet werden können; in vielen Fällen haben sie auch schon ihre Lösung gefunden. Wir wissen, daß die quergestreifte Muskelfibrille zur energischeren, einsinnigen Kontraktion, die Nervenfibrille zur Reizleitung, das Chlorophyllkorn zur Kohlensäureassimilation, der Amyloplast zur Bildung von Stärkekörnern aus löslichen Verbindungen von Kohlenhydraten dient usw. Für die Fälle aber, wo noch keine Klarheit besteht, erwächst ohne Zweifel der Zellenforschung die Aufgabe, für das Substrat die Funktion und für die Funktion das Substrat ausfindig zu machen. Und so ergibt sich nicht nur die Berechtigung, sondern die wissenschaftliche Notwendigkeit der Frage, worin besteht die Funktion des Zellkerns im Gegensatz zum Protoplasma, von dem er sich sowohl substantiell als auch in seiner Struktur unterscheidet, und an welches Substrat in der Zelle ist das Vermögen der Keimzellen, den elterlichen Organismus zu reproduzieren, gebunden, oder welches sind in ihm die Träger der vererbbaren Anlagen.

Dagegen könnte allerdings dieser und jener den Zweifel hegen, ob zur Beantwortung der an sich berechtigten und richtigen Frage die

Zeit schon gekommen und die Wissenschaft weit genug fortgeschritten sei. Für sie will ich gleich hervorheben, daß es natürlich einem jeden unbenommen ist, wenn er die Keimzelle im ganzen als Anlage für den sich entwickelnden Organismus betrachten will. Einen Fehler begeht er damit nicht, ebensowenig wie derjenige, der den Menschen als ein beseeltes, empfindendes und denkendes Wesen bezeichnet, ohne sich dabei schlüssig zu machen, in welchen Teilen und Organen des Körpers die seelischen Prozesse ablaufen. In beiden Fällen verzichtet er entweder gewohnheitsmäßig oder aus wohl erwogenen wissenschaftlichen Gründen auf Versuche, in den Gegenstand tiefer einzudringen. In dieser Weise bin ich im Anfang dieser Schrift verfahren, in welchem ich mich auch nur mit der Zelle im ganzen als dem Träger der vererbbaren Eigenschaften beschäftigt habe, da sich auch auf diesem Wege schon einige allgemeine Gesichtspunkte gewinnen lassen.

Auf diesem Standpunkt kann aber eine noch in fortschreitender Entwicklung begriffene Wissenschaft nicht auf die Dauer stehen bleiben. Ein Anfang muß einmal gemacht werden, und ein Fortschritt auch in dieser Beziehung wird eher eintreten, wenn das Problem aufgeworfen und eine Hypothese für dasselbe gefunden wird, als wenn es für die Wissenschaft überhaupt nicht existiert. Im übrigen scheint mir persönlich ein weiteres Eindringen in das zur Tagesordnung gestellte Lokalisationsproblem nichts weniger als aussichtslos zu sein. Denn von einer ganzen Reihe von Zellbestandteilen kann man wohl von vornherein behaupten, daß sie nicht Träger vererbbarer Anlagen sein können. Ich meine einmal die ganze Gruppe der so verschiedenartigen Plasmaprodukte, und zweitens die als Nährmaterialien in die Keimzellen eingelagerten Substanzen.

Die Plasmaprodukte müssen ausscheiden, weil sie nicht mehr den Charakter von Anlagen haben, sondern die bereits entwickelte Anlage selbst darstellen, sie sind Strukturen oder materielle Einrichtungen, die schon zur Ausübung einer bestimmten Funktion dienen.

Muskel- und Nervenfibrillen, Chlorophyllkörner und Leukoplasten werden von der Keimzelle nicht als solche vererbt, sondern nur die Anlage oder das Vermögen, sie, wo es für den Organismus notwendig

ist, unter geeigneten Bedingungen zu bilden. Aus der pathologischen Anatomie und aus dem Studium der Regeneration wissen wir ja, daß bereits differenzierte Zellen bei Neubildungsprozessen nicht direkt verwendet werden, sondern zuvor eine Entdifferenzierung oder eine Anaplasie, wie man sagt, erfahren müssen. Als embryonal gewordene Zellen können sie dann wieder den neuen Verhältnissen entsprechende Differenzierungen eingehen und Funktionen übernehmen, indem sie diese oder jene Anlagen aktivieren. — Hier liegt ein Punkt für Mißverständnisse vor. Bei der pflanzlichen Eizelle kann es zum Beispiel vorkommen, daß in ihrem Protoplasma schon Leukoplasten enthalten sind, und daß sie nach der Befruchtung, wenn die Teilung in Tochterzellen erfolgt, auf diese verteilt werden. In diesem Fall könnte man von gegnerischer Seite einen Beweis dafür erblicken, daß die Fähigkeit zur Chlorophyll- und Stärkebildung durch das Protoplasma der Mutter und nicht durch die beiden Keimkerne der sich entwickelnden Pflanze vererbt sei. Nach unserer Ansicht handelt es sich aber hierbei gar nicht um die Vererbung von Anlagen, sondern um die Uebertragung von Organen, die für spezielle Zwecke bereits ausgebildet sind, von Zelle zu Zelle. Die Anlage zur Chlorophyll- und Stärkebildung ist außerdem noch in der Beschaffenheit des Idioplasma der Pflanzenzelle vorhanden und wird in dieser Weise auf das Kind auch vom Pollenkorn, in dessen Protoplasma keine besonderen Leukoplasten nachweisbar sind, vererbt. Auf diese Unterscheidung ist, wie ich glaube, bisher noch nicht genügend geachtet worden, doch halte ich sie für prinzipiell wichtig. Aus diesem Grund habe ich auch immer den Standpunkt vertreten, daß der kontraktile Faden tierischer Spermatozoen für die Uebertragung erblicher Anlagen nicht in Frage kommen könne, da er kontraktiles Protoplasma, also ein für einen speziellen Zweck differenziertes Organ der Zelle, ist. (Vergleiche auch p. 39.)

Noch klarer ist die Sachlage bei den in die Keimzellen eingelagerten Nährmaterialien. Obwohl dieselben im tierischen Ei oft die überwiegende Masse bilden, werden durch sie nicht Anlagen der Mutter auf das Kind übertragen. Fetttröpfchen, unorganisiertes Eiweiß etc. werden im Entwicklungsprozeß aufgebraucht und zum Wachstum

von Protoplasma und Kernsubstanzen und bei der Differenzierung der Plasmaprodukte verwandt, aber sie üben auf die Eigenart des aus ihm hervorgehenden Geschöpfes keinen Einfluß aus. In diesem Punkt sind wohl alle Forscher einig.

Die Schwierigkeiten für das Lokalisationsproblem fangen erst an, wenn wir den Anteil von Protoplasma und Kernsubstanz bei der Vererbung von Anlagen feststellen wollen. Die Gründe für unsere Stellungnahme sind schon im ersten Hauptteile entwickelt worden. Daß sie den Gegner überzeugen werden, erscheint nach der Entwicklung der ganzen Streitfrage seit 20 Jahren wenig wahrscheinlich. Die derzeitige Sachlage erinnert in mancher Beziehung an ein anderes Lokalisationsproblem, welches die Physiologie einst sehr lebhaft beschäftigt hat und zum Teil jetzt noch beschäftigt und ebenfalls in sehr verschiedener Weise beurteilt worden ist. Ich meine die Frage nach der Lokalisation der psychischen Vermögen im Zentralnervensystem. Während jetzt Hirnanatomen, Physiologen und Psychologen aufs eifrigste bemüht sind, die einzelnen Seelenvermögen in der Großhirnrinde zu lokalisieren, in ihr eine besondere Hör-, Seh- und Riechsphäre, motorische Zentren usw. genauer abzugrenzen, allerdings nicht ohne jeden Widerspruch von dieser und jener Seite, während man ferner in den Ganglienzellen jetzt Zentralherde für psychische Fähigkeiten zu erblicken geneigt ist, hat man vor 50 Jahren in weniger günstiger Weise über derartige Bestrebungen und Versuche geurteilt. Ich zitiere als Gewährsmann keinen Geringeren als Johannes Müller, der sich in seinem Lehrbuch der Physiologie in der Sache folgendermaßen äußert:

„Nichts berechtigt uns, im Gehirn besondere Organe oder Provinzen für diese Tätigkeiten oder sie als für sich bestehende Vermögen der Seele anzunehmen; sie sind vielmehr nur Arten der Wirkung einer und derselben Kraft. Obgleich die Integrität des Gehirns durchaus zum Bewußtwerden nötig ist, so kann doch das Seelenleben nicht aus materiellen Veränderungen des Gehirns erklärt werden.“ „Das Behalten und Reproduzieren der Vorstellungsbilder von sinnlichen Gegenständen schließt jede Idee von einem Fixieren der Ordnungen von Vorstellungen in Hirnteilchen, z. B. den Ganglien-

körperchen der grauen Substanz, aus." „Wollte man die Assoziation der Vorstellungen nach der Zeit ihrer ersten Entstehung und nach der Gleichzeitigkeit ihrer ersten Entstehung von einer successiven Aktion verbundener Ganglienkörperchen oder gleichzeitigen Aktion mehrerer Ganglienkörperchen begleiten lassen, so würde man sich nur in vagen und ganz unbegründeten Hypothesen bewegen." Die moderne Hirnphysiologie hat sich in gerade entgegengesetzter Weise als es Müller für möglich gehalten hat, entwickelt. Soviel Hypothetisches auch noch unterläuft, so berechtigt ist es auf Grund von Experimenten und verfeinerter mikroskopischer Forschung, das Lokalisationsproblem der geistigen Vermögen nicht nur in allgemeiner, sondern zum Teil schon in recht spezieller Weise auszubauen.

So wird auch die aus der Erkenntnis des Befruchtungsprozesses erwachsene Frage, inwieweit im Kern der Zelle die Anlagesubstanzen, Nägelis Idioplasma, enthalten sind, nachdem das Problem einmal gestellt ist, nicht so leicht wieder aus der wissenschaftlichen Diskussion schwinden; und ich bin für meine Person überzeugt, daß Experimente und feinere mikroskopische Zellenanalyse, welche schon so viel Material zugunsten obiger Hypothesen geliefert haben, auch in Zukunft bei weiterer Verfolgung des betretenen Weges noch neue und vielleicht auch bessere Stützen liefern werden.

Auf den Vergleich mit den Bestrebungen der Hirnphysiologen bin ich auch aus dem Grunde eingegangen, weil er uns zur Zurückweisung einiger unberechtigter, schon gleich an der Spitze dieses Abschnitts aufgeführter Einwände dienen kann. So haben Verworn und andere geltend gemacht, daß der Kern nicht die ihm zugeschriebene Bedeutung haben könne, weil er getrennt vom Protoplasma (Verworns Experiment an Thalassicolla) nicht lebensfähig sei und überhaupt mit dem Protoplasma in innigen, gegenseitigen Stoffwechselbeziehungen stehe.

Das eine wie das andere ist für unser Lokalisationsproblem ganz gleichgültig. Denn in derselben Lage wie Protoplasma und Kernsubstanz in der Zelle befinden sich fast alle verschieden funktionie-

renden, lebenswichtigen Teile eines Organismus. Sie hängen in ihrem Stoffwechsel voneinander ab und können getrennt für sich nicht weiter leben, und zwar gewöhnlich in um so höherem Grade, als ihre Funktionen scharf voneinander getrennt sind. Läßt sich etwa der Umstand, daß das herausgeschnittene Hirn nicht mehr funktioniert und abstirbt, oder der Umstand, daß es sowohl vom durchströmenden Blut ernährt wird als auch auf den Stoffwechsel der meisten Organe durch seine Nervenverbindungen einen Einfluß ausübt, gegen die Lokalisationslehre, gegen seine Bedeutung als psychisches Zentralorgan verwerten? Daher kann, wie ich dem Einwand von Verworn schon früher entgegengehalten habe, weder die Tatsache, daß der eine Teil getrennt vom anderen abstirbt, noch ihre Stoffwechselgemeinschaft als Grund gegen eine Hypothese angeführt werden, durch welche dem Protoplasma und dem Kern eine verschieden hohe Organisation und eine damit zusammenhängende verschiedene Rolle als Träger erblicher Eigenschaften zugewiesen wird. (Allgemeine Biologie, 1906, p. 563.)

Noch sonderbarer aber ist der von Conklin erhobene Einwand, daß, wenn unsere Hypothese richtig wäre, man auch annehmen müsse, daß das Protoplasma und alle anderen Zellenbestandteile die Bildungsprodukte der Chromosomen seien, was gegen die Tatsachen verstoße.

Auf diesen Einwurf ist zu erwidern, daß unser Lokalisationsproblem die beiden Hauptbestandteile der Zelle, Protoplasma und Kern, als etwas fertig Gegebenes hinnimmt, wie es bei entsprechenden Aufgaben in der Physiologie gewöhnlich auch geschieht, und daß es nur ihre Bedeutung im Zellenleben festzustellen sucht; die Frage nach der Entstehung von Protoplasma und Kern läßt es dagegen ganz unberührt. Und gewiß mit Recht. Denn wie von der Entstehung des Organismus der Zelle im ganzen, so wissen wir auch von der Entstehung ihrer beiden Bestandteile nichts. Dieselbe erscheint auch zur Zeit als so wenig erforschbar, daß es zwecklos ist, sie auch noch in die Diskussion mit hineinzuziehen. Da aber von Conklin die Frage einmal angeregt ist, so ließe sich zu ihr wohl so viel bemerken:

Soweit wir aus dem Studium der Entwicklung der Organismen wissen, entstehen Teile, die später voneinander gesondert sind, aus einem vorausgehenden indifferenten Zustand, in welchem die Bedingungen für die Entstehung von beiden gegeben sind. Die kernhaltige Zelle wird sich also wahrscheinlich aus einem kernlosen Zustand, in welchem Protoplasma und Kernsubstanz miteinander vermischt vorkamen, entwickelt haben. Da sowohl Protoplasma wie Kernsubstanz das Vermögen zu wachsen und sich zu teilen besitzen, und der eine Teil getrennt vom andern, soweit wir wissen, nicht zu leben vermag, so werden bei jeder Zellteilung beide auf die Tochterzellen übertragen. Ob aus Protoplasma Kernsubstanz und umgekehrt gebildet werden kann, wissen wir nicht und ist für unsere Hypothese auch gleichgültig. Doch erscheint uns das erstere viel wahrscheinlicher als das letztere, da am Anfang der Entwicklung die Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma zunimmt (vergleiche p. 41). Nach unserer Ansicht würde dieses hierbei aus einem niedriger organisierten in einen höher organisierten Zustand übergeführt werden. Jedenfalls liegt kein Grund zu der von Conklin irrigerweise gemachten Annahme vor, daß, wäre unsere Hypothese richtig, aus den Chromosomen Protoplasma gebildet werden müßte; denn es ist ja von Haus aus stets schon in Verbindung mit den Chromosomen in der Zelle vorhanden, braucht also nicht erst erzeugt zu werden. Somit fällt der Einwurf von Conklin in sich zusammen.

Ueberhaupt kann derartigen mißverständlichen Auffassungen gegenüber nicht genug hervorgehoben werden, daß durch unsere Hypothese in keiner Weise eine Scheidewand zwischen Protoplasma und Kern errichtet oder letzterem eine Art Monopol für die Leitung **aller** Lebensprozesse zugesprochen werden soll. Protoplasma und Kernsubstanz sind vielmehr zwei für das Zustandekommen der Lebensprozesse gleich wichtige Substanzen, da keine der anderen bei ihren Verrichtungen entbehren kann. Denn der Kern ist in mehr als einer Hinsicht auf das Protoplasma angewiesen; in diesem spielen sich die Ernährungsprozesse in erster Hand ab, von ihm wird überhaupt der Verkehr mit der Außenwelt vermittelt; nur unter seiner Mitwirkung können überhaupt erst die Merkmale, welche nach

unserer Ansicht als Anlagen im Kern gleichsam magaziniert sind, zur Entwicklung gebracht werden, entstehen Muskel- und Nervenfibrillen, Intercellularsubstanzen etc. Es liegt also, wenn wir uns für die schwer vorzustellenden Verhältnisse eines Bildes bedienen wollen, die Ausführung im Protoplasma, die Leitung im Kern. Oder wenn wir noch einmal auf den schon mehrfach herangezogenen Vergleich mit dem Zentralnervensystem zurückkommen, so ist dieses auch in seiner Ernährung und um überhaupt funktionieren zu können, auf die Mitwirkung des ganzen übrigen Körpers angewiesen, in welchem die Ernährungsprozesse ablaufen und durch welchen ihm erst die Eindrücke der Außenwelt durch die verschiedenen Sinnesorgane und durch die von ihnen ausstrahlenden Nerven zugeführt werden, während andererseits das nervöse Zentralorgan auf alle Vorgänge im Körper auch seinerseits wieder vielfach bestimmend und regulierend einwirkt.

Wenn man will, kann man sogar unter voller Aufrechterhaltung unserer Hypothese neben der Vererbung durch den Kern auch noch von einer Vererbung durch das Protoplasma sprechen (siehe Zusatz 5). Denn da die befruchtete Eizelle auch aus Protoplasma besteht, und da dasselbe bei ihren Teilungen auf die beiden Tochterzellen, auf die Enkelzellen und alle weiteren Generationen direkt verteilt wird, so ist es von vornherein ganz selbstverständlich, daß auch die Eigenschaften des Protoplasmas mit seiner Substanz übertragen werden. Das gleiche gilt natürlich auch von den verschiedenen, in das Protoplasma eingelagerten Teilkörpern, von den Leukoplasten, Amyloplasten, vom Centrosom etc., auch von den Mitochondrien (Zusatz 6), soweit sie zu den selbständig wachsenden und teilbaren Zellorganen gehören. Doch besteht hierbei zwischen der Uebertragung der Eigenschaften des Protoplasma und des Zellenkerns ein sehr großer und wesentlicher Unterschied, welcher für das ganze Vererbungsproblem von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Durch den Kern werden Anlagen vererbt, die erst bei passender Gelegenheit unter Mitwirkung des Protoplasmas zu ausgebildeten Merkmalen entwickelt werden sollen, dagegen werden durch das Protoplasma Eigenschaften übertragen, die nicht erst entwickelt zu

werden brauchen, sondern immer in Tätigkeit zu treten bereit sind. Wie ich schon früher (p. 49) hervorhob, ist das Chlorophyllkorn ein zur Funktion bereites Zellorgan, das von Zelle zu Zelle bei der Teilung übertragen werden kann; außer ihm ist aber noch die Anlage, Chlorophyllkörner zu bilden, zu unterscheiden, und diese würde nach unserer Hypothese in der besonderen Organisation des Idioplasma der meisten Pflanzenzellen beruhen und im Zellenkern enthalten sein. Bei der Teilung überträgt das Protoplasma nur seine Eigenschaften auf die Tochterzellen, der Kern dagegen die Eigenschaften der betreffenden Organismenart, welche in Form von Anlagen in ihm repräsentiert sind. Ich würde es vorziehen, nur die Uebertragung von Anlagen als Vererbung zu bezeichnen, da auf diese Weise wohl manchen mißverständlichen Auffassungen vorgebeugt würde.

Damit kann ich wohl die erste Gruppe der Einwände verlassen. Wie aus meiner Erläuterung zu ihnen zu ersehen ist, wird dadurch, daß unsere Hypothese in dem Kern den hauptsächlichsten Träger der vererbbaren Anlagen sieht, dem Protoplasma von seiner Bedeutung für das Zellenleben nichts genommen; es bleibt ihm ein genügend weiter Spielraum, um bei der Entwicklung der Anlagen, die in der befruchteten Keimzelle liegen, mitzuwirken. „Die Ueberlieferung eines Charakters und seine Entwicklung sind“, wie de Vries mit Recht hervorhebt, „verschiedene Vermögen. Die Ueberlieferung ist die Funktion des Kerns, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasmas.“

Allgemein gehaltene Schlagwörter, wie „Alleinherrschaft des Kerns in der Zelle“ und „Vererbungsmonopol des Kerns“ tragen zur Klärung der Streitfragen, über welche mit Recht das Für und Wider von verschiedenen Gesichtspunkten aus erwogen werden muß, nur wenig bei, erschweren aber unter Umständen eine sachliche Diskussion.

Zweite Gruppe der Einwände.

In der zweiten Gruppe, zu der ich jetzt übergehe, fasse ich Einwände zusammen, welche mehr allgemeiner Natur sind und auf einer

prinzipiell verschiedenen Auffassung der Aufgaben biologischer Forschung beruhen. In unserer Hypothese wird auf die besondere Organisation der lebenden Substanz ein großes Gewicht gelegt und ihr ein erklärender Wert beigemessen. Gerade davon aber wollen manche Physiologen nichts wissen. Denn sie erblicken in der Erforschung der Lebensprozesse für Pflanzen und Tiere nichts Anderes als ein chemisch-physikalisches Problem, das sie mit den Methoden der Chemie und Physik lösen wollen. Im Grunde genommen handelt es sich hierbei um einen Streit, der schon viele Jahrhunderte lang die Naturforscher beschäftigt und in zwei Parteien getrennt hat, wobei vorübergehend bald die eine, bald die andere im Vorteil und in der Vorherrschaft war.

Ehe ich meinen Standpunkt gegen die an ihm geübte Kritik verteidige, will ich zuvor eine kurze Betrachtung über die mechanische Richtung in der Biologie vorausschicken und charakteristische Aeußerungen einiger ihrer Vertreter über die uns beschäftigenden Probleme zusammenstellen.

Die mechanische Richtung läßt sich bis auf Caspar Friedrich Wolff, den Begründer des Epigenesis, und über ihn hinaus zurückverfolgen. Am Anfang des 19. Jahrhunderts hat die Epigenesistheorie über die vorher herrschende Lehre von der Evolution und Präformation den Sieg davongetragen und beginnt auf die Gedankenentwicklung der Naturforscher nun ihrerseits einen bestimmenden Einfluß auszuüben.

Die Begründer der Zellentheorie, Schleiden und Schwann, stehen noch ganz auf ihrem Boden. In der Zelle sehen sie einen organischen Kristall, lassen denselben aus einer organischen Mutterlauge, wie einen Kochsalzkristall aus einer gesättigten Kochsalzlösung, sich auf chemisch-physikalischem Wege direkt bilden, gleichsam auskristallisieren; sie nehmen also eine noch unter unseren Augen sich vollziehende Urzeugung von Zellen aus einem Cytoblastem, das heißt aus einer Flüssigkeit an, in welcher für Zellbildung geeignete Stoffe in geeigneter Mischung enthalten sind.

Als hierauf in den folgenden Jahrzehnten die Lehre von der freien Zellbildung auf Grund exakter Beobachtungen als ein großer Irrtum festgestellt wurde, sind die meisten Biologen, ohne daß sie es

zum Teil selbst wohl ahnten, in einen eigentümlichen Zwiespalt und in eine unklare Stellung geraten. Auf der einen Seite verkünden sie laut die Kontinuität des Lebensprozesses und den Ausspruch Virchows „Omnis cellula e cellula". Sie erkennen damit an, daß auf chemisch-physikalischem Wege, soweit uns die Naturwissenschaft belehrt hat, die Zellen der heute lebenden Pflanzen und Tiere nicht entstehen, auf der anderen Seite aber behaupten sie gleichwohl, daß die Aufgabe der biologischen Wissenschaft darin bestehe, die Zelle aus chemisch-physikalischen Prinzipien zu erklären.

In diesem Sinne hat sich kein Geringerer als J. Sachs (1880), dessen Bedeutung als Forscher ich außerordentlich hoch schätze, n seiner vielgenannten Schrift „Stoff und Form der Pflanzenorgane", auf welche ich später noch genauer einzugehen habe, ausgesprochen. Die besondere Form und Struktur der Pflanzenorgane sucht er auf die Wirkung organbildender Substanzen, die im Innern der Pflanze zirkulieren, zurückzuführen.

Jacques Loeb (1906) bezeichnet in seinen Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen die Hypothese der Organbildung von Sachs als die einzige, welche auf Wissenschaftlichkeit im Sinne der Physik und Chemie Anspruch erheben könne. Er selbst nimmt in vieler Hinsicht einen noch extremeren Standpunkt als Sachs ein. Er erblickt in den chemischen Vorgängen im Organismus nichts, dessen Beherrschung der chemischen Technik unmöglich wäre, obwohl es auch hier an pessimistischen Anschauungen nicht fehle; die Strukturen in der lebenden Substanz läßt er zum größten Teil durch Gelation oder Fällung von gelösten Kolloiden entstehen. Die Befruchtung des Eies betrachtet er als einen rein chemischen Prozeß, der sich auch auf experimentellem Wege durch bestimmte Stoffe nachmachen lasse, und dem Spermatozoon teilt er hierbei nur die Rolle eines Motors zu, der die befruchtenden chemischen Stoffe ins Ei hineinträgt (siehe Zusatz 7).

Aehnliche Stimmen hören wir auch sonst noch von manchen Seiten, besonders aus dem Lager physiologischer Forscher. Ich nenne nur Schenk und Verworn:

In seiner Schrift „Ueber die physiologische Charakteristik der

Zelle" bezeichnet Schenk (1899) als die gegenwärtig in der Physiologie herrschende Lehre die Auffassung, daß die Lebenseigenschaften auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz beruhen, und er zählt als Aufgaben der allgemeinen Physiologie auf: die Zurückführung der Lebensprozesse auf die besondere chemische Konstitution des lebendigen Eiweiß, die Erklärung des Wachstums durch chemische Polymerisierung, die Erklärung der physiologischen Verbrennung und der Reizbarkeit aus der labilen Konstitution der für das lebendige Eiweiß charakteristischen Atomgruppe. Unter Berufung auf Pflügers Ideengänge, die er in seinem Aufsatz (1875) über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen entwickelt hat, nennt er das Eiweiß „ein ungeheueres Molekül, wohl oft so groß wie ein ganzes Geschöpf", „eine Substanz, deren Moleküle durch chemische Polymerisation sich vereinigen und dadurch an Umfang zunehmen können".

Einen besonders prononcierten Standpunkt hat Verworn bei manchen Gelegenheiten eingenommen. Auch er findet, daß die ganze Formbildung des Organismus sich mehr und mehr in physikalische und chemische Probleme auflöst und daß die Morphologie in letzter Instanz, genau wie die Physiologie schon heute, nichts anders sein kann, als spezielle Physik und Chemie der Organismen. Er sieht „bei einzelnen sehr bedeutenden Morphologen noch manche Dogmen herrschen, die erst bei tieferem Eindringen schwinden werden, die aber heute noch einen Rest alter Mystik vorstellen, der vitalistischen Neigungen immer wieder von neuem Vorschub leistet", und solche Mystik scheint ihm auch in dem von mir gebrauchten Satz zu liegen: „daß der lebende Organismus nicht nur ein Komplex chemischer Stoffe und ein Träger physikalischer Kräfte ist, sondern daß er noch außerdem eine besondere Organisation, eine Struktur besitzt, vermöge deren er sich von der unorganischen Welt ganz wesentlich unterscheidet". Daher schließt er auch seinen Exkurs mit dem Ausruf: Also fort mit dem Dogma der mystischen „Organisation".

In dem wissenschaftlichen Streit, in welchem die Worte Vitalismus, mechanistische Weltanschauung, mystische Organisation etc. durcheinander schwirren, handelt es sich um eine verschiedene Be-

urteilung des Verhältnisses, in welchem die biologischen und die exakten Wissenschaften der Chemie und Physik in ihren Aufgaben und Zielen zueinander stehen. Die eine Richtung will keine prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden anerkennen und die Aufgaben des Biologen auf diejenigen des Chemikers und Physikers zurückführen. Die andere Richtung betont dagegen die Eigenart biologischer Aufgaben und betrachtet die Morphologie und Physiologie der Lebewesen für selbständige, der Physik und Chemie koordinierte Grundwissenschaften.

In einem Streit, wo es sich um so allgemeine Fragen handelt, laufen gewöhnlich auch mannigfache Mißverständnisse auf beiden Seiten unter. Zu einer besseren Verständigung durch Wegräumung des Mißverstandenen zu gelangen, muß daher immer wieder von neuem versucht werden. Diesem Zwecke sollen die folgenden Betrachtungen dienen, die, obschon allgemeinerer Natur, trotzdem auch den Gegenstand der vorliegenden Schrift tief berühren. Als etwas fast selbstverständliches schicke ich voraus, daß, wenn ich von Aufgaben und Zielen der Wissenschaft spreche, ich nur die Gegenwart und eine absehbare Zukunft im Auge haben kann. Wie sich die Verhältnisse in entfernter, unberechenbarer Zukunft einmal gestalten werden, braucht wohl nicht *unsere* Sorge zu sein.

Vom allgemeinsten Gesichtspunkt aus betrachtet ist das Objekt aller naturwissenschaftlichen Untersuchungen der Stoff, aus dem sich die uns umgebende Welt aufbaut, und die dem Stoff innewohnende Kraft. Was an und in ihm geschieht, vollzieht sich nach unabänderlichen Naturgesetzen, in welche einen Einblick zu gewinnen Aufgabe der Forscher ist nach dem Vermögen und in den Grenzen menschlicher Erkenntnis. In philosophischer Hinsicht ließen sich daher in der Erforschung der Natur 2 Grundwissenschaften unterscheiden, die Wissenschaft vom Stoff und die Wissenschaft von den ihm innewohnenden Kräften. In dieser Feststellung treffen wir mit den Anschauungen der einen Richtung, welche sich gern als die mechanistische zu bezeichnen pflegt, zusammen, entfernen uns aber von ihr wieder, wenn wir bei weiterer Ausführung unseres Standpunktes hervorheben, daß es zwei solche Generalwissenschaften nach

dem derzeitigen Stand unserer Naturerkenntnis nicht gibt. Denn weder ist die Chemie eine Generalwissenschaft des Stoffes, noch die Physik eine solche aller ihm eigentümlichen Kräfte oder aller von ihm ausgehenden Wirkungen, welche Ausdrucksweise wir im folgenden im allgemeinen bevorzugen werden.

Die Naturwissenschaft hat sich nicht nach einer philosophischen Schablone entwickelt, sondern ist im Verkehr des Menschen mit der Natur, aus praktischen Bedürfnissen und nach dem Maßstabe entstanden, als sich ihm Mittel und Wege darboten, einen wissenschaftlichen Einblick in das Wesen der ihn umgebenden Körperwelt zu gewinnen. In dieser aber hat der Mensch schon früh zwischen leblosen und lebenden Körpern unterscheiden gelernt, eine Unterscheidung, die in der Naturwissenschaft vom frühen Altertum bis in die Gegenwart ihre Geltung behalten hat. Durch die wissenschaftliche Beschäftigung mit den leblosen Körpern sind die Chemie und Physik, durch die Beschäftigung mit der Lebewelt die Morphologie und Physiologie hervorgegangen. Wie die Objekte der Forschung, sind auch die Mittel und Wege, die zu tieferer wissenschaftlicher Erkenntnis hier und dort geführt haben, in vielen Beziehungen verschieden voneinander. Daher sind Chemie und Morphologie auf der einen Seite, Physik und Physiologie auf der anderen Seite gleichberechtigte Grundwissenschaften, auf denen unser Naturwissen beruht. Wie die einen sich zur Generalwissenschaft vom Stoff, so ergänzen sich die beiden anderen zur Generalwissenschaft von den Wirkungen, die von der leblosen und belebten Körperwelt ausgehen.

Chemie und Morphologie haben zu dem allgemeinen Ergebnis geführt, daß die Objekte ihrer Untersuchung sich in Teile zerlegen lassen. Die chemische Forschung ist hierbei zur Unterscheidung einer geringen Anzahl von Grundstoffen oder chemischen Elementen durchgedrungen, aus deren verschiedener Kombination sich zahllose zusammengesetztere Stoffverbindungen ableiten lassen. Indem sie sich ferner der philosophischen Hypothese von der Zusammensetzung des Stoffes aus Atomen bedient, kommt sie zu dem Begriffe der Atome chemischer Elemente, aus diesem aber leitet sie wieder den Begriff des Moleküls ab, welches in einer Verbindung gleicher oder verschieden-

artiger Atomelemente besteht. Durch das Studium zusammengesetzterer, namentlich organischer Verbindungen hat sich auf dieser Grundlage allmählich eine außerordentlich sinnreiche, komplizierte Strukturchemie entwickelt. Um die Verschiedenheit hochmolekularer chemischer Verbindungen zu erklären, genügt nicht mehr der Nachweis, daß sie aus einer bestimmten Anzahl verschiedenartiger Atome bestehen, sondern man sieht sich genötigt, auch der Lage der verschiedenen Atome im Molekül und ihrer Anordnung zu kleineren und größeren Gruppen Bedeutung beizumessen und sie zur Erklärung stofflicher Verschiedenheiten zu benutzen.

Auf der anderen Seite hat die morphologische Forschung zur Zerlegung der lebenden Körper in einzelne Teile geführt, die selbst wieder noch mehrfach weiter zerlegbar sind; in Organe, in Gewebe und schließlich in Zellen; dabei hat sie zugleich erkannt, daß in dem Vorkommen, in der Zahl, Anordnung und Lage, sowie in der Gestaltung der Organe, Gewebe und Zellen bestimmte Gesetzmäßigkeiten herrschen, und daß auf Grund derselben das Organismenreich sich in Pflanzen und Tiere, in Stämme, Klassen, Familien, Arten etc. in systematischer Weise einteilen läßt.

Wie für den Chemiker die letzten Einheiten, zu denen ihn seine Zerlegung des Stoffes hinleitet, die Atome der chemischen Elemente sind, so für den Morphologen die Artzellen. Denn diese bilden zur Zeit die einfachsten, einander vergleichbaren, lebenden Stoffeinheiten, die jedem Lebewesen zugrunde liegen. In ihnen ist die Eigenart eines jeden Organismus gleichsam in der einfachsten Formel ausgedrückt, in der Weise, daß wir sagen können, es existieren so viele verschiedenartige Artzellen, als das Organismenreich aus verschiedenartigen Lebewesen besteht. (Vergleiche auch p. 11 u. 12.)

Hier läßt sich nun wohl die Frage aufwerfen, ob wir bei dem vom Chemiker und Morphologen geübten Verfahren schon mit allen Einheiten einfachster oder zusammengesetzterer Art, in welche sich die Körperwelt zerlegen und aus denen sie sich wieder aufbauen läßt, bekannt geworden sind. Die Antwort wird mit Fug und Recht eine verneinende sein. Während die Chemie lange Zeit hindurch die Atome als die kleinsten denkbaren Stoffeinheiten betrachtete, macht

sich, gestützt auf die vertieften Erkenntnisse, besonders auf elektrischem Gebiet, vielfach die Ansicht geltend, die Atome in noch elementarere Einheiten, die Elektronen, zu zerlegen. Auf der anderen Seite könnte es dem Chemiker bei der Erforschung hochmolekularer, organischer Körper bald wünschenswert und zur bequemeren Verständigung notwendig erscheinen, auch eine dem Molekül übergeordnete, höhere Einheit zu unterscheiden. Denn die Annahme, daß mit dem Molekül die Verbindungsfähigkeit des Stoffes an ihrer oberen Grenze angelangt sei, will uns ganz willkürlich erscheinen; es läßt sich wohl kein vernünftiger Grund dagegen geltend machen, daß wie die Atome zu Molekülen, auch Moleküle gleicher und verschiedener Art sich wieder zu einer nächsthöheren Stufe verbinden können, und daß sich eine Grenze in der so fortschreitenden, immer komplizierter werdenden Organisation des Stoffes zunächst vernünftigerweise gar nicht absehen läßt. In der Tat läßt ja auch der Chemiker, besonders in der organischen Chemie, sich hochatomige Moleküle wieder untereinander zu neuen polymeren Verbindungen verketten, er unterscheidet an ihnen einen festeren, weniger veränderlichen Kern und ihm gleichsam als Glieder angefügte, leichter abtrennbare und auch in ihrer besonderen Lage mehr veränderliche Atomgruppen. Mit Fug und Recht könnte man sie als Molekülkomplexe bezeichnen, die eine neue, über dem einfachen Molekül stehende Stoffverbindung bilden.

Alle übermolekularen Verbindungsstufen des Stoffes auch mit dem Namen „Molekül" zu bezeichnen, will uns nicht empfehlenswert erscheinen. Es würde sonst die an den Begriff Molekül geknüpfte Vorstellung zu einer sehr verschwommenen werden. Das Molekül des Physikers und Chemikers ist noch eine so kleine Stoffeinheit, daß sie unter der Grenze des Sichtbaren liegt. So wird sich ein Chemiker wohl kaum entschließen, mit Pflüger das lebende Eiweiß „ein ungeheures Molekül, wohl oft so groß wie ein ganzes Geschöpf", zu nennen. Mit seinen Worten hat Pflüger wohl auch nur dem oben aufgestellten Gedanken fortschreitender Organisation des Stoffes einen Ausdruck geben wollen; besonders scheint mir dies aus einem zweiten Satz derselben Abhandlung hervorzugehen, wo es

heißt: „Es ist keine Schwierigkeit, zu denken, daß im lebendigen Organismus die Polymerisierung in infinitum fortschreitet, so daß große, schwere Massen entstehen, die faktisch nur ein einziges chemisches Riesenmolekül enthalten."

Hier wird sich vielleicht in der Chemie noch einmal das Bedürfnis herausstellen, Gruppen von Molekülen, die sich durch allgemeine Eigenschaften, die nur ihnen eigen sind, charakterisieren lassen, als eine höhere Stoffeinheit mit einem besonderen Namen zu unterscheiden.

In gleicher Weise erhebt sich für den Morphologen die noch dringendere Frage, ob die Zelle, die man zwar als Elementarorganismus zu betrachten sich gewöhnt hat, wirklich die kleinste Lebenseinheit ist, zu welcher uns die fortgesetzte Zerlegung der Lebewesen hinführt. Der Sprung zwischen dem chemischen Molekül und der lebenden Zelle ist ein so riesengroßer, daß die moderne Forschung in der Biologie im allgemeinen dahin gerichtet ist, Zwischenstufen in der Organisation des Stoffes zwischen Molekül und Zelle anzunehmen. Man versucht den Brückeschen Elementarorganismus selbst wieder in noch kleinere und einfacher individualisierte Stoffeinheiten zu zerlegen, welche mit zwei wichtigen Grundeigenschaften des Lebens, mit Selbstassimilation und Selbstteilung, begabt sind. Bei diesen Bestrebungen kann man sich auf einige sichere Errungenschaften der mikroskopischen Forschung stützen, auf den Nachweis von wirklichen kleinen Teilkörpern in der Zelle. Als solche nenne ich: den Zellenkern, die in diesem wieder eingeschlossenen Chromosomen und die Chromatinkügelchen, in welche sich wahrscheinlich die Chromosomen wieder zerlegen lassen, sodann zahlreiche, im Protoplasma eingebettete kleinere und größere Teilkörper wie die Centrosomen, die Trophoplasten der pflanzlichen Zellen, manche Arten von Granula, welche die Fähigkeit der Selbstassimilation und Selbstteilung besitzen. (Vergleiche auch p. 14.)

Auch das tiefere Eindringen in die Erscheinungen der Vererbung führt uns wieder zur Annahme materieller Träger von erblichen elementaren Anlagen oder von Erbeinheiten. (Vergleiche auch p. 13.) Endlich ist von einigen Forschern, wie z. B. Nägeli, die Möglichkeit erörtert worden, ob nicht Lebewesen existieren, die zwar größer als

ein Molekül sind, da sie aus vielen Molekülgruppen bestehen würden, aber sonst sich unter der Größe des Mikroskopischen befinden und sehr viel einfacher als Zellen sein würden. Nägeli hat sie Probien genannt.

In der angegebenen Weise arbeiten Chemie und Morphologie nach einem gemeinsamen Ziel, an der Zerlegung der Körperwelt in Stoffeinheiten, von denen sie eine ganze Stufenfolge einfachster und immer komplizierter werdender Arten nachweisen. Die Stufenfolge aber entsteht dadurch, daß die allerelementarsten Einheiten sich zu einer nächsthöheren Einheit zweiter Ordnung, Atome zu Molekülen, diese dann wieder in fortlaufender Stufenfolge zu Einheiten dritter, vierter, fünfter und immer höherer Ordnungen verbinden, auf welchem Wege dann schließlich Körper von einer unendlich verwickelten Zusammensetzung des Stoffes, die höchsten Organismen, zustande gekommen sind.

Während so Chemie und Morphologie in ihren Aufgaben und Zielen eine prinzipielle Uebereinstimmung aufweisen, sind ihre Methoden, die sie zur Lösung ihrer Aufgaben verwenden, grundverschiedene. Die chemische Methode ist eine Scheidekunst, welche die dem Stoff eigenen Kräfte seine Affinitäten, die dem Forschungsgebiet der Physik angehören, zur Zerlegung und Wiedervereinigung der die Stoffe zusammensetzenden Einheiten benutzt. Indem verschiedene Stoffe aufeinanderwirken, werden hier Atome aus ihren alten Verbindungen frei gemacht, dort wieder nach ihrer Affinität in neuen Stoffgebilden gebunden.

Die morphologische Methode dagegen setzt die sinnliche Wahrnehmung der zur Untersuchung dienenden Objekte voraus und besteht in einer Zergliederung derselben auf mechanischem Wege. Mit Messer, Schere und Mikrotom werden die Organismen in ihre gröberen und feineren Teile, Organe, Gewebe und Zellen, und diese wieder in noch feinere Bestandteile zerlegt, die teils schon mit dem unbewaffneten Auge zu sehen sind, teils durch Verwertung des Mikroskops für uns direkt erkennbar gemacht werden können.

Jede der beiden Methoden hat ihre eigenen Vorzüge und ihre



Begrenzung. Durch die Scheidekunst ist der Chemiker in den Stand gesetzt worden, die der Analyse unterworfenen Stoffe zu wägen, ihr Volumen zu messen und auf diesem Wege zu festen, gesetzmäßigen Zahlenverhältnissen zu gelangen, in denen sich die Atome der chemischen Elemente verbinden. Durch Messen und Wägen und die so gewonnene Möglichkeit, die Ergebnisse seiner Experimente in festen mathematischen Formeln zu fassen, hat er es in seiner Wissenschaft zu einem hohen Grad von Vollkommenheit und wissenschaftlicher Exaktheit gebracht. Und noch mehr, indem er die exakten, zahlenmäßig festgestellten Befunde seiner Analysen und Synthesen mit der atomistischen Hypothese in logischen Zusammenhang brachte, hat er mit wunderbarem Scharfsinn ein Bild von der komplizierten Zusammenordnung der Atome im Molekül, gewissermaßen eine Topographie derselben zu gewinnen versucht und so in den letzten 40 Jahren eine Strukturchemie ausgebildet, welche sich für die Erforschung zusammengesetzter organischer Verbindungen höchst förderlich erwiesen, und welche die isomeren Verbindungen überhaupt unserem Verständnis erst näher gebracht hat. In der Erforschung der Konstitution des Stoffes, die sich in Strukturformeln ausdrücken läßt, hat die Chemie ganz den Charakter einer rein morphologischen Wissenschaft erhalten.

Doch übersehen wir nicht, daß der wunderbare Bau der Strukturchemie, so sehr er uns auch das Verständnis chemischer Verbindungen erleichtert und fördert, immerhin auf dem Boden der Hypothese errichtet ist. Denn da die Atome und Moleküle unsichtbare, weder mit dem Auge noch mit dem Tastsinn faßbare, also hypothetische Stoffeinheiten sind, über deren Form, Begrenzung, Lage, Verbindung und andere derartige Qualitäten wir uns keine Vorstellungen bilden können, so sind die durch ihre Zusammengruppierung aufgeführten mit Struktur versehenen chemischen Körper im letzten Grunde auch nichts anderes als Symbole. Als solche sind die Strukturformeln gleichwohl, da sie in den durch Gewicht und Maß ermittelten, exakten Verhältnissen einen realen Hintergrund haben und logisch entwickelt werden können, von einem nicht hoch genug anzuschlagenden wissenschaftlichen Wert; doch soll man nur nicht an sie den Anspruch

stellen, daß sie uns ein Bild von wirklichen morphologischen Verhältnissen geben.

In dem Versuch, die chemische in eine morphologische Wissenschaft umzubilden, enthüllt sich uns zugleich eine der Grenzen, welche der chemischen Kunst durch ihre Untersuchungsmethoden gezogen sind. Eine andere Grenze ergibt sich aus der Eigenart der chemischen Scheidekunst. Es müssen die Stoffe, welche der chemischen Analyse unterworfen werden sollen, isoliert und rein dargestellt werden können; wenn z. B. Eiweißmoleküle besonderer Art zwischen vielen Hunderten ähnlicher Art verteilt sind, wie sollte sich deren Maß und Gewicht und ihre Konstitutionsformel festsetzen lassen, wenn sie sich nicht in Kristallform darstellen lassen oder wenn sie durch die geringfügigsten äußeren Eingriffe, wie es bei dem Inhalt lebender Zellen der Fall ist, in ihrer ursprünglichen Konstitution verändert werden?

Eine dritte Grenze stellt endlich die ungeheure Komplikation dar, welche Stoffgebilde, wie z. B. eine Zelle, annehmen würden, wenn wir sie bis in Atome zerlegen und ihren Aufbau aus solchen in einer wissenschaftlichen Strukturformel zum Ausdruck bringen wollten. Schon ein gewöhnlicher Eiweißkörper besteht aus so zahlreichen Atomen, daß sehr viele verschiedenartige Gruppierungen derselben und isomere Verbindungen möglich sind, so daß schon hier zurzeit sich die Chemie der Grenze nähert, wo es ihr mit ihren Methoden, wie es fast scheint, unmöglich wird, in einer Konstitutionsformel, wie bei anderen einfacheren Stoffen, den Bau des Eiweißmoleküles symbolisch darzustellen. Nun wächst aber die Zahl der möglichen Verbindungen um Tausende und aber Tausende, wenn wieder verschiedene Arten von Proteinmolekülen sich zu neuen Gruppen verketten, und wenn aus solchen in ihrer Konstitution verschiedenen Gruppen ein neuer, noch höherer Verband auf Grund von chemischen Affinitäten entsteht. Es ist leicht gesagt, das Wachstum, anstatt aus Teilung von Zellen, durch chemische Polymerisation zu erklären; aber wann wird sich der Chemiker finden, der das chemische Riesenmolekül analysiert, das, durch eine in infinitum fortschreitende Polymerisierung entstanden, einen lebendigen Organismus bildet?

Wie die chemische Forschung, so hat ebenso die morphologische

ihre bestimmten Grenzen. Da die Morphologie die Lehre von den Formen und anderen sinnenfälligen Erscheinungen des Stoffes ist, erstreckt sich ihr Reich so weit, als die stoffliche Körperwelt von unseren Sinnen wahrgenommen werden kann. Es dehnt sich um so mehr aus, als die natürliche Sehkraft unseres Auges gesteigert werden kann. In sehr großem Maßstabe ist daher durch die Erfindung des zusammengesetzten Mikroskops und seine fortschreitende Vervollkommnung die Morphologie im letzten Jahrhundert gefördert worden. Eine Welt kleinster Lebewesen (einzellige Organismen, Mikroben und Zellen) und feinste Strukturen der lebenden Substanz sind dem Auge erschlossen worden. Ist damit die Grenze ein für allemal erreicht, über welche hinaus wir mit unserer Sehkraft nicht weiter vorzudringen vermögen werden? In der Gegenwart gewiß noch nicht! Denn kleinste, diskrete Stoffteilchen, die in ihrer natürlichen Farbe von ihrer Umgebung sich nicht unterscheiden lassen, können noch dadurch erkennbar gemacht werden, daß wir ihnen eine spezifische Färbung geben. Die „farbenanalytische Methode" ist aber gewiß noch weiterer Vervollkommnung fähig, und wird mit ihrer Hilfe die Zerlegung der Zelle in feinere Strukturteile noch weitere Fortschritte zu verzeichnen haben. Nicht minder aber werden auch von der Zukunft Verbesserungen in den optischen Hilfsmitteln und in der bestmöglichen Ausnutzung derselben noch zu erwarten sein. Daß sich noch neue Wege hier erschließen lassen, hat uns die Erfindung des Ultramikroskops erst kürzlich wieder gelehrt.

Aber auch zugegeben, daß wir in der chemischen Erforschung der Eiweißkörper und in der morphologischen Erkenntnis der feineren Elementarstruktur der Zellen in der nächsten Zeit noch große Fortschritte machen werden, so wird immerhin nach unserer Ansicht ein weites Zwischengebiet stofflicher Organisation übrig bleiben, in welches es weder der chemischen, noch der mikroskopisch-morphologischen Analyse weiter einzudringen möglich ist. Hier eröffnet sich ein weites Feld für wissenschaftliche Hypothese! Was diese zu leisten vermag, zeigt uns als ein glänzendes Beispiel die Chemie mit ihren Hypothesen von den Atomen, von den Molekülen und den Strukturformeln derselben. Sollte in ähnlicher Weise nach

diesem Vorbild es der Biologie möglich sein, in die hypothetische Organisation der Zelle, des biologischen Elementarorganismus, tieferen Einblick zu gewinnen? Ich glaube, daß in Zukunft diese Frage mit einem Ja ihre Beantwortung finden wird! Schon lassen sich die vielversprechenden Anfänge einer neuen grundlegenden Forschungsrichtung übersehen. Ihren Ausgangspunkt bilden die Tatsachen der Vererbungslehre. Vermöge ihrer eigenartigen Organisation sind die Keimzellen, durch welche jede Art von Lebewesen sich trotz seiner Vergänglichkeit als Individuum in der Erdgeschichte forterhält, die eigentümlichen Anlagen für die aus ihnen entstehenden besonderen Arten von Organismen. Ihre Gesamtanlage oder die Konstitution der lebenden Substanz, der Keim- oder Artzelle, läßt sich als ein System von Einzelanlagen oder Erbeinheiten auffassen, welche Ursachen der spezifischen Merkmale sind, durch welche sich die einzelnen Lebewesen in ihrem Bau und in allen Eigenschaften voneinander unterscheiden.

Zwar läßt sich weder chemisch noch morphologisch erkennen, in welcher Weise die späteren sichtbaren Eigenschaften des Geschöpfes in der materiellen Beschaffenheit der Keimzellen als Anlagen begründet sind, aber nach dem ontogenetischen Kausalgesetz (vergl. p. 10) können wir den sicheren Schluß ziehen, daß in irgendeiner Art Anlagen und mithin auch materielle Träger der vererbbaren Eigenschaften vorhanden sein müssen. Wie uns der Chemiker über die in eine Verbindung eingetretenen und in ihr nicht erkennbaren chemischen Elemente durch Analyse belehrt, so liefert uns auch die Entwicklung der Keimzelle selbst gleichsam eine Analyse der im Keim verborgenen Anlagen, indem sie uns allmählich in sichtbaren Merkmalen vor Augen führt, was in den Keimzellen unsichtbar angelegt ist.

Auch auf experimentellem Wege können wir die Methoden des Chemikers in mehrfacher Beziehung nachahmen. Durch Benutzung der zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen bestehenden Affinitäten können wir zwei materielle Systeme zu einer neuen Stoffverbindung, zu einer gemischten Anlage, vereinigen und die Kombination der erblichen Anlagen in dem daraus abgeleiteten Entwicklungsprodukt studieren. Ein weites Feld interessanter Studien eröffnet

sich uns hier, vornehmlich in der Bastardzeugung, durch welche stärker voneinander divergierende Eigenschaften zweier Varietäten oder verwandter Arten zu neuen Merkmalspaaren miteinander kombiniert werden können. Wie der Chemiker neue Stoffe, ruft der Morphologe hier ganz neue **biologische Verbindungen** allerkompliziertester Art hervor. Auch ist es uns möglich, später wieder eine Zerlegung der in der Bastardanlage kombinierten Eigenschaften zu verfolgen. Denn nach der fundamental wichtigen Entdeckung von Mendel, welche man als die Spaltungsregel bezeichnet (vergl. p. 7 u. 34), werden die durch Bastardierung kombinierten, zu Paaren verbundenen Anlagen, wenn sich im Bastard die Keimzellen bilden, und zwar, wie man aus guten Gründen annimmt, während des Reduktionsprozesses, wieder voneinander getrennt und in verschiedenartiger Kombination auf die männlichen resp. weiblichen Keimzellen verteilt. In die neuen Anlagesysteme aber, die durch Selbstbefruchtung der Keimzellen entstehen, kann der Experimentator durch das Studium der zweiten und dritten Generation der Nachkommen des ursprünglichen Bastardproduktes auf Grund des ontogenetischen Kausalgesetzes sich einen Einblick verschaffen und eine hierbei eintretende verschiedenartige Vermischung der differenten Anlagen der ursprünglichen Stammeltern beobachten.

So ist ein Weg gewiesen, auf welchem durch mühsame und ausgedehnte Versuchsreihen sich vielleicht ein besserer Einblick, als wir ihn gegenwärtig besitzen, in das, was eine elementare Anlage ist, und überhaupt in die Konstitution des Anlagesystems wird gewinnen lassen.

Auf einen Erfolg aber ist um so mehr zu hoffen, als wir auch in morphologischer Beziehung sichere Grundlagen besitzen in dem Aequivalenzgesetz der im Ei- und Samenkerne enthaltenen Chromatinmengen und in dem Zahlengesetz der Chromosomen, wenn wir die Hypothese annehmen, daß wir es in den äquivalenten Kernsubstanzen mit den stofflichen Trägern der erblichen Anlagen zu tun haben. Maß und Zahl sehen wir hier in die Vererbungslehre und in die Morphologie eingeführt. Und wenn wir auch nicht wegen der mikroskopischen

Kleinheit der stofflichen Gebilde in der exakten Weise wie der Chemiker die Stoffe wägen und messen können, so ist doch ein wichtiger Schritt, auch diesem Ziele exakter Forschung näher zu kommen, wohl hierdurch geschehen.

Nach den vorausgeschickten Erläuterungen glaube ich die Berechtigung des von mir eingenommenen Standpunktes bewiesen zu haben, daß Chemie und Morphologie in gleicher Weise Grundwissenschaften sind. Beide geben uns von dem Wesen des Stoffes Kenntnis. Morphologie läßt sich ebensowenig durch Chemie wie diese durch Morphologie ersetzen, gewiß nicht in der Gegenwart, aber wohl auch nicht in der Zukunft. — Denn die Vorbedingungen hierzu scheinen uns in dem menschlichen Erkenntnisvermögen nicht gegeben zu sein. Um dies noch in etwas drastischer Weise zu erläutern, wollen wir uns für einen Augenblick in das Reich der Phantasie begeben. Wie Laplace sich einen Geist vorgestellt hat, der den ganzen Weltenprozeß in die Bewegungen sich anziehender und abstoßender Atome aufzulösen und in einer einzigen mathematischen Riesenformel darzustellen und mit ihr Vergangenheit und Zukunft zu berechnen imstande ist, so wollen wir uns einen Geist denken, dessen Sehkraft uns gewöhnlichen Menschen so überlegen ist, daß er auch die kleinsten Stoffeinheiten, die Atome der Elemente, wahrnehmen und in ihren Bewegungen verfolgen könnte. Mit solcher göttlichen Sehkraft ausgerüstet würde er in der Lage sein, den Aufbau aller Arten von Molekülen aus den verschieden gruppierten Atomen, wie ihn der Chemiker symbolisch in seinen Strukturformeln darzustellen versucht, direkt, wenn auch vielleicht in etwas anderer Weise, als ihn sich der Chemiker vorstellt, zu schauen. Und da er ferner aus der rascheren oder langsameren Bewegung, mit welcher sich in den Verbindungen die Atome und Atomgruppen suchen oder fliehen, auch ihre größeren oder geringeren Affinitäten zu beurteilen vermöchte, so könnte er durch Verwertung dieser Erkenntnis, in einfacherer Weise als der Chemiker durch seine synthetischen Methoden, neue Verbindungen herstellen und alte lösen, dadurch, daß er verschiedene Stoffe in geeigneter Weise zusammenbringt und nach ihrer ihm sichtbaren Affinität ihre Atomgruppen miteinander austauschen läßt.

Für einen Geist mit einer solchen göttlichen Sehkraft ist die Chemie eine rein morphologische Wissenschaft geworden; sein Auge zerlegt oder seziert gleichsam die Moleküle in ihre einfachsten Elemente und verschafft sich einen Einblick in die atomistische Morphologie des Stoffes. Ein solcher Morphologe hat auch das Ziel der mechanistischen Schule erreicht. Die Zelle ist ihm nicht mehr der mit rätselhafter Organisation ausgerüstete, lebende Elementarorganismus; er sieht in ihn hinein wie in einen wunderbaren Mikrokosmos. Wie im Weltenraum die Himmelskörper zu Sonnensystemen verbunden sich in zweckmäßigen Bahnen bewegen, so würde er im Mikrokosmus der Zelle die Moleküle je nach ihren Affinitäten zu kleineren und größeren Gruppen (Micellen, Bioblasten etc.) verbunden schauen; er würde wahrnehmen, wie durch Vereinigung zu noch umfangreicheren Systemen schließlich die auch dem menschlichen Auge erkennbaren Stoffgebilde entstehen, die wir jetzt als Protoplasmafäden, als Granula, Centrosomen, Trophoplasten, als Chromosomen, Spindelfasern, Nucleolen etc. bezeichnen.

Wie das hier entrollte Zukunftsbild einer Morphologie, welche auch das Forschungsgebiet der gegenwärtigen Chemie sich angeeignet hat und so zur allumfassenden Generalwissenschaft der Stoffes geworden ist, ein leeres Phantom ist, so scheint mir dasselbe mit einer Chemie der Fall zu sein, die durch chemische Kenntnis das ersetzen soll, was wir durch morphologische Erkenntnis von der Organisation der lebenden Körperwelt erfahren.

Wie das menschliche Auge auch in Zukunft nicht jene durchdringende Sehkraft erwerben wird, um Atome und Moleküle zu schauen, so wird auch die chemische Kunst der stofflichen Analyse und Synthese eine menschliche bleiben und nicht jenen Grad göttlicher Vollendung erreichen, der erforderlich wäre, um das durch fortgesetzte Polymerisierung entstandene Pflügersche Riesenmolekül in seine unzähligen verschiedenen Atomgruppen zu zerlegen, einen Einblick in ihre gesetzmäßige Verbindungs- und Lagerungsweise zu gewinnen und von ihm eine Riesenkonstitutionsformel zu entwerfen.

An dem Organismus der Zelle scheitert auch die analytische und synthetische Kunst des Chemikers; denn wenn er auch aus der Zelle

einzelne Eiweißkörper gewinnen und darstellen kann, so hat er dadurch noch keinen Einblick in die molekulare Organisation der lebenden Zelle gewonnen. Wie sollte der Chemiker — nehmen wir selbst eine entfernte Zukunft an — imstande sein, aus der Ei- und Samenzelle Molekülgruppen darzustellen, welche die Anlage für die später sichtbar werdenden Merkmale des ausgebildeten Geschöpfes sind, die Anlage für ein Auge, einen Hirnteil etc.? Oder da eine erfolgreiche und wissenschaftlich in allen Teilen durchgeführte Analyse eines komplizierten Stoffes gewöhnlich auch die Möglichkeit für eine künstliche Synthese zur weiteren Folge hat, wie sollte er auf chemischem Wege Molekülgruppen aufbauen, die als Anlagen in einer Keimzelle zur Entwicklung der verschiedenartigsten Organe führen? Sollte wirklich einmal die Chemie erreichen können, was Wagner in seinem alchimistischen Laboratorium geheimnisvoll dem Mephisto zuflüstert: „Nun läßt sich wirklich hoffen, daß wenn wir aus viel hundert Stoffen durch Mischung — denn auf Mischung kommt es an — den Menschenstoff gemächlich komponieren, in einen Kolben verlutieren und ihn gehörig kohobieren, so ist das Werk im Stillen abgetan.“ „Was man an der Natur Geheimnisvolles pries, das wagen wir verständig zu probieren, und was sie sonst organisieren ließ, das lassen wir kristallisieren.“

Daher kann ich es wohl als eine aussichtslose Hoffnung bezeichnen, die auf anatomischem Wege gewonnene morphologische Erkenntnis der Organismen durch eine chemische Wissenschaft ersetzen zu wollen.

Wie jetzt die Dinge liegen, haben für die Erkenntnis der uns umgebenden Körperwelt die Untersuchungen des Stoffes auf jeder Stufe seiner Verbindung oder Organisation, mögen sie chemische oder morphologische sein, die gleiche Wichtigkeit. Die Untersuchung der niederen Stufe (der molekularen Zusammensetzung des Stoffes) macht nicht die Erforschung der höheren Stufen (Organisation des Stoffes in Zellen, Geweben, Organen, zusammengesetzten Lebewesen) überflüssig. Somit kann Chemie die Morphologie nicht ersetzen; beide sind koordinierte Grundwissenschaften. Dieser Standpunkt fußt nicht, wie Verworn meint, auf der Vorstellung einer mystischen

Organisation, sondern auf einer, wie ich glaube, sachgemäßen Abwägung der gegenwärtigen Aufgaben und Grenzen beider Wissenschaften. Und so halte ich, wie ich glaube mit gutem Recht, an dem Standpunkt fest, den ich in einer akademischen Rede kurz dahin zusammenfaßte: „Wenn es Aufgabe des Chemikers ist, die zahllosen Verbindungen der verschiedenartigen Atome zu Molekülen zu erforschen, so kann er, streng genommen, überhaupt nicht dem eigentlichen Lebensproblem näher treten. Denn dieses beginnt ja überhaupt erst da, wo seine Untersuchung aufhört. Ueber dem Bau des chemischen Moleküls erhebt sich der Bau der lebenden Substanz als eine weitere, höhere Art von Organisation, erhebt sich der Bau der Zelle, und über diesem erhebt sich wieder der Bau der Pflanzen und Tiere, die noch kompliziertere, kunstvolle Vereinigungen von Millionen und Milliarden in der allerverschiedenartigsten Weise zusammengeordneter und differenzierter Zellen darstellen".

„Was hat in aller Welt chemische Wissenschaft, wie sie jetzt ist, mit dieser ganz neuen Welt von Organisation des Stoffes zu tun, auf welcher erst die Lebenserscheinungen beruhen! Wollte sich der Chemiker zur Aufgabe stellen, auch diese zu erforschen, dann müßte er selbst Biologe, vor allem Morphologe werden, dann aber würden auch seine Arbeitsmethoden und Ziele durchaus andere und viel umfassendere sein".

In einem entsprechenden Verhältnis wie Chemie und Morphologie, stehen Physik und Physiologie als die Wissenschaften von der dem Stoffe innewohnenden Kraft zueinander. Da aber der Gegenstand dem in unserer Schrift behandelten Thema schon etwas ferner liegt, will ich mich nur auf einige Bemerkungen beschränken. Hierbei werde ich den Ausdruck „Kraft" vermeiden, da der Begriff Schwierigkeiten in sich einschließt und leicht zu Mißverständnissen führt, wie schon das Wort „Lebenskraft" gelehrt hat; anstatt dessen werde ich mich des Ausdrucks „Wirkung und Wirkungsweise" bedienen, da der Naturforscher an ihr allein das Vorhandensein und die besondere Art der Kraft erkennt.

Nun kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß mit der Verschiedenheit der Stoffe auch ihre Wirkungen in irgendeiner Hin-

sicht verschieden ausfallen, oder mit anderen Worten, jede Konfiguration des materiellen Systems zeigt eine ihr entsprechende, gesetzmäßige Wirkungsweise.

In demselben Maße wie durch die Aneinanderfügung der Atome zu Molekülen, der Moleküle zu den höheren Substanzeinheiten der lebenden Zelle, der lebenden Zellen zu den Pflanzen und Tieren immer neue, zahlreichere und höhere Formen der Organisation geschaffen werden, so verhält es sich auch mit den von ihnen ausgehenden Wirkungen. Mit jeder der unendlichen Stufen und Formen der Organisation werden neue Wirkungsweisen produziert. Und so hat es auch der Forscher mit dem Auftreten der Pflanzen und Tiere mit einer ganz neuen Welt 'ungemein mannigfaltiger Wirkungen zu tun, wie sie in dieser Weise in der unbelebten Natur nicht vorkommen und nicht vorkommen können, weil hier die dafür erforderliche Organisation ganz fehlt; ich nenne nur die Erhaltung der Art durch Wachstum und Zeugung, den Stoffwechsel, die verschiedenen Arten der Irritabilität (Phototaxis, Chemotaxis, Geotropismus usw.), Bewußtsein, Sinnes- und Denkvermögen und endlich alle die verschiedenen Wirkungen, welche die einzelnen Zellteile aufeinander, welche Zelle auf Zelle, Organe auf Organe, Pflanzen und Tiere aufeinander ausüben.

Die Zahl der überhaupt in der Natur zu beobachtenden Wirkungsweisen, die zum Gegenstand wissenschaftlicher Forschung gemacht werden können, ist also eine unfaßbar große. Die physikalische Wissenschaft beschäftigt sich nur mit einem kleinen Bruchteil derselben, und zwar mit den einfacheren und allgemeiner verbreiteten Wirkungsweisen, in denen die Naturkraft sich in einer mehr allgemeinen Gesetzmäßigkeit äußert. Der Physiologie aber überläßt sie das Studium der Wirkungsweisen, die von den Lebewesen ausgehen. Zum Teil lassen sich dieselben direckt physikalisch erklären, aber natürlich nur insoweit, als sie mit den vom Physiker beobachteten allgemeineren und elementareren Gesetzmäßigkeiten Uebereinstimmung zeigen, also schon von vornherein physikalisch sind. In derselben Weise sind ja auch Stoffe, die von lebenden Körpern gebildet werden, zum Teil chemischer Untersuchung zugänglich, wie Kohlenhydrate,

Fette, Spaltungsprodukte von Eiweißkörpern und dergleichen mehr. Dagegen gibt es andere Wirkungsweisen, die, in der spezifischen Organisation der lebenden Substanz begründet, dementsprechend komplizierter sind, und überhaupt, solange es Physik gibt, nie Gegenstand ihrer Untersuchungsweise geworden sind; sie lassen sich selbstverständlicherweise auch nicht physikalisch erklären, wie Fortpflanzung, Vererbung, Bewußtsein, Sinnes- und Denkvermögen.

An einem Beispiel, zu welchem ich das Sehvermögen wähle, wird, was ich meine, noch deutlicher hervortreten. Das Auge ist ein dioptrischer Apparat, nach den Gesetzen der Optik gebaut und insoweit physikalisch begreifbar. Der Strahlengang durch die durchsichtigen Medien, ihre Brechung durch die Krümmungsverhältnisse der Linse, die Entstehung des Bildes auf der lichtempfindlichen Fläche, die Entfernung derselben von der Linse und so weiter sind nach den Methoden der Physik zu ermitteln und lassen sich mathematisch berechnen. Insoweit ist die Physiologie des Auges auf seine Einrichtung angewandte Physik. Aber damit ist das Sehvermögen nur teilweise erklärt. In welcher Weise die Lichteindrücke von der Retina als Bild wahrgenommen, das Bild in den Raum hinausprojiziert und die Einzelheiten des Bildes wieder in ihrer natürlichen Größe und körperlich vorgestellt und ins Bewußtsein aufgenommen und in Erinnerungsbilder umgewandelt werden, sind Fragen physiologischer und psychologischer Forschung und lassen sich physikalisch nicht erklären, da es im Bereich der Physik analoge Vorgänge nicht gibt. Noch mehr aber gilt dies von der Entwicklungsphysiologie des Auges, von der Erforschung der Wirkungen, durch welche sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch in der lebenden Substanz die Entstehung eines für Lichtperzeption eingerichteten Organs mit seiner großen Komplikation verursacht worden ist, die Bildung einer lichtbrechenden Linse aus Zellen, einer den Lichteinfall regulierenden Irisblende, eines Akkommodationsapparates für Nah- und Fernsehen usw.

In derselben Weise gibt es wohl keine Funktion der Lebewesen, die sich als ein rein physikalisches Problem behandeln ließe. Ueberall spielen Wirkungsweisen mit hinein, die mit der komplizierten spezi-

fischen Organisation der lebenden Substanz zusammenhängen und daher mit den Wirkungen, die durch die einfacheren materiellen Systeme der unbelebten Natur hervorgerufen werden, nicht vergleichbar sind.

Wie bei den lebenden Organismen, bestimmt übrigens auch in der leblosen Natur die Konfiguration des materiellen Systems die von ihm ausgehenden Wirkungsweisen. Infolgedessen können wir ihr auch Beispiele entnehmen, die in vieler Hinsicht lehrreiche Vergleiche mit den Lebewesen darbieten und zur besseren Klärung mancher Verhältnisse dienen können. Bekanntlich hat man seit dem Ausspruch von La Mettrie „L'homme maschine" Lebewesen mit Maschinen verglichen. Zwischen ihnen ergeben sich ja vielfache Vergleichspunkte. In einer kompliziert zusammengesetzten Dampfmaschine sehen wir den zu ihrem Bau verwandten Stoff in viele, sehr verschieden geformte Maschinenteile gebracht, welche je nach ihrer Form verschiedene Wirkungsweisen hervorrufen können und wie die Organe eines Lebewesens untereinander nach einen bestimmten Plan verbunden sind. Infolge ihrer Konstruktion muß die Maschine, wenn in Betrieb gesetzt, eine im voraus bestimmte Wirkung ausüben oder eine ihrer Natur entsprechende Arbeit verrichten. Von drei verschiedenen Gesichtspunkten aus kann der Naturforscher sich mit der Maschine beschäftigen, als Chemiker, als Physiker und als Maschineningenieur. Als Chemiker kann er die chemische Natur der zum Bau der Maschine verwandten Materialien (Eisen, Kupfer etc.) und die zu ihrem Betrieb erforderlichen Materialien (Steinkohle, Petroleum, Oel, Wasser etc.) untersuchen. Ebenso kann der Physiker sich mit den physikalischen Verhältnissen der Konstruktionsteile, mit der Zug- oder Druckfestigkeit der Eisenstäbe, mit der Berechnung der Leistungsfähigkeit des Dampfkessels, mit der Spannung des überhitzten Wasserdampfes, mit dem Energiewert der verschiedenen Brennmaterialien etc., beschäftigen. Aber durch alle diese verschiedenartigen, physikalischen und chemischen Untersuchungen, die an den gleichen Substanzen, auch wenn sie keine Maschinenbestandteile sind, mit demselben Ergebnis vorgenommen werden könnten, gewinnen wir noch keinen Einblick in das Wesen einer bestimmten Maschine.

Dasselbe verschafft uns erst der Maschineningenieur, wenn er uns erklärt, in welcher Weise die einzelnen Teile zur Erzielung eines bestimmten Arbeitszweckes verbunden sind, wie hieraus ihre Form, Größe und Festigkeit im Verhältnis zu anderen Konstruktionsteilen berechnet worden ist, und durch welche Vorkehrungen es ermöglicht worden ist, mit dem geringsten Aufwand von Kraft die bestmögliche Arbeitsleistung zu erzielen.

So bildet jede Maschine, wie jede Organismenart, ein spezielles Problem, das auf ihrer spezifischen Konstruktion resp. spezifischen Organisation und der hierdurch bestimmt gerichteten Funktion beruht. Gewiß kommt in der Maschine nichts vor, was außerhalb der allgemeinen Naturgesetzmäßigkeit fiele; die zum Bau der Maschine verwandten Stoffe mit den ihnen innewohnenden Kräften sind genau dieselben, wie sie sich auch sonst in der Natur finden und vom Chemiker und Physiker untersucht werden. Trotzdem bietet jede Maschine ein neues eigenes Problem dar, das in der konstruktiven Verwendung der Rohmaterialien und in der Zusammenordnung der Teile zur Erzielung einer zweckentsprechenden Arbeitsleistung beruht, indem die Naturkräfte in eine durch den Plan der Maschine vorausbestimmte Bahn geleitet werden. Mit diesem neuen Problem, was erst das Wesen der Maschine ausmacht, beschäftigt sich aber weder der Chemiker noch der Physiker; vielmehr bildet es die wissenschaftliche und technische Aufgabe des Ingenieurs und Technikers, der sich mit der Erfindung und dem Bau von Maschinen beschäftigt in der Absicht, mit ihrer Hilfe dem Menschen die Naturkräfte dienstbar zu machen.

In ähnlicher Weise wie der Maschineningenieur behandelt der Biologe (sowohl der Anatom wie der Physiologe) Probleme der Naturwissenschaft, welche sich mit denen der Chemie und Physik nicht decken, sondern durchaus neu und eigenartig sind. Nur sind seine Probleme in demselben Maße komplizierter und schwieriger, als auch der einfachste Organismus in seinem Bau und in der Mannigfaltigkeit und Zweckmäßigkeit seiner Wirkungsweisen, welche sich den verschiedenartigsten Bedingungen anpassen können, die komplizierteste Maschine außerordentlich übertrifft.

Der von mir hier entwickelte Standpunkt ist kein isolierter; in ähnlicher Weise haben sich schon manche Biologen ausgesprochen, auf deren Urteil ich besonderen Wert lege. Ich nenne nur Claude Bernard, Carl Ernst von Baer, Pfeffer und Karl Rabl.

In seiner Vorlesung über die Phänomene des Lebens hat Claude Bernard, das Haupt der französischen Physiologen, auch seine Stellung zum Vitalismus und Mechanismus auseinander gesetzt: „Si les doctrines vitalistes“, bemerkt er, „ont méconnu la vraie nature des phénomènes vitaux, les doctrines matérialistes, d'un autre côté, ne sont pas moins dans l'erreur, quoique d'une manière opposée.“ „En admettant que les phénomènes vitaux se rattachent à des manifestations physico-chimiques, ce qui est vrai, la question dans son essence n'est pas éclaircie pour cela; car ce n'est pas une rencontre fortuite de phénomènes physico-chimiques qui construit chaque être sur un plan et suivant un dessin fixes et prévus d'avance, et suscite l'admirable subordination et l'harmonieux concert des actes de la vie. Il y a dans le corps animé un arrangement, une sorte d'ordonnance que l'on ne saurait laisser dans l'ombre, parcequ'elle est véritablement le trait le plus saillant des êtres vivants. Que l'idée de cet arrangement soit mal exprimée par le nom de force, nous le voulons bien: mais ici le mot importe peu, il suffit que la réalité du fait ne soit pas discutable.

Les phénomènes vitaux ont bien leurs conditions physico-chimiques rigoureusement déterminées; mais en même temps ils se subordonnent et se succèdent dans un enchaînement et suivant une loi fixés d'avance: ils se répètent éternellement, avec ordre, régularité, constance, et s'harmonisent, en vu d'un résultat qui est l'organisation et l'accroissement de l'individu, animal ou végétal.

Il y a comme un dessin préétabli de chaque être et de chaque organe, en sorte que si, considéré isolément, chaque phénomène de l'économie est tributaire des forces générales de la nature, pris dans ses rapports avec les autres, il révèle un lien spécial, il semble dirigé par quelque guide invisible dans la route qu'il suit et amené dans la place qu'il occupe. La plus simple méditation nous fait apercevoir un caractère de premier ordre, un quid proprium de l'être vivant dans cette ordonnance vitale préétablie.

Toutefois l'observation ne nous apprend que cela: elle nous montre un plan organique, mais non une intervention active d'un principe vital. La seule force vitale que nous pourrions admettre ne serait qu'une sorte de force législative, mais nullement exécutive.

Pour résumer notre pensée, nous pourrions dire métaphoriquement: la force vitale dirige les phénomènes qu'elle ne produit pas; les agents physiques produisent des phénomènes qu'ils ne dirigent pas".

In seinem Aufsatz über Zielstrebigkeit in den organischen Körpern hat sich C. E. von Baer zu unserem Thema in kurzen Sätzen so geäußert: „Zu glauben, daß die organischen Körper, weil sie selbst Zwecke sind, den Naturgesetzen nicht unterworfen seien, wäre grundfalsch. Die Vegetation der Pflanzen ist ja nichts als ein chemisch-physikalischer Prozeß nach eigener Entwicklungsnorm. Das tierische Leben verläuft nicht minder nach physikalisch-chemischen Gesetzen mit eigener Entwicklungsnorm." Mit dem Zusatz „nach eigener Entwicklungsnorm" bezeichnet Baer den Faktor, welcher den eigentümlichen Charakter des Lebensprozesses der einzelnen Organismen ausmacht und nach unseren vorausgeschickten Erläuterungen eben in nichts anderem besteht, als in der spezifischen Organisation jeder lebenden Substanz und der von ihr abhängigen Wirkungsweisen, durch welche alle chemisch-physikagischen Vorgänge in bestimmte Bahnen geleitet werden.

Mit den von mir entwickelten Gedankengängen stimmt ferner Pfeffer vollständig überein, wenn er in seinem Handbuch der Pflanzenphysiologie (1897, p. 3 u. 52) sagt: „Wie eine Uhr mit dem Einstampfen aufhört, eine Uhr zu sein, obgleich Qualität und Quantität des Metalls unverändert bleibt, so ist auch mit dem Zerreiben eines Schleimpilzes, eines jeden Protoplasten das Leben und alles damit Verkettete unwiederbringlich vernichtet, obgleich in diesem Gemische nach Qualität und Quantität dieselben Stoffe vereinigt sind, wie zuvor. Allein schon diese Ueberlegung sagt unzweideutig aus, daß selbst die beste chemische Kenntnis der im Protoplasma vorkommenden Körper für sich allein ebensowenig zur Erklärung und zum Verständnis der vitalen Vorgänge ausreichen kann, wie die vollen-

detste chemische Kenntnis von Kohlen und Eisen zum Verständnis der Dampfmaschine und der mit dieser betriebenen Buchdruckerpresse“. — „Eine jede physiologische Einheit ist zweifellos nicht eine chemische Verbindung, sondern ein organischer Körper“.

In diesem Punkte glaube ich mich auch mit K. Rabl in Uebereinstimmung zu befinden, wenn ihm in einer gleich ausführlich zu besprechenden Schrift „die Entwicklung eines Organismus im Grunde nur als eine kontinuierliche Kette chemischer Vorgänge erscheint, gebunden und reguliert durch ein bestimmtes anatomisches Substrat“. In der Beurteilung des letzteren, nicht aber in der allgemeinen Grundauffassung, ergeben sich allerdings zwischen Rabl und mir Differenzen, die uns im nächsten Abschnitt beschäftigen werden.

Der in dieser Schrift von mir vorgetragene Standpunkt, daß Morphologie und Physiologie selbständige Grundwissenschaften sind und sich nicht restlos in Chemie und Physik auflösen lassen, ist in keiner Richtung ein vitalistischer, wie irrtümlicherweise und wohl nur aus Mißverständnis von einigen Seiten bemerkt werden konnte. Denn der von mir als Leitmotiv gewählte Grundsatz, daß die Beschaffenheit und besonders auch die Konfiguration des materiellen Systems auch seine Wirkungsweise bedingt, gilt sowohl für die leblose wie für die belebte Natur. Daß die lebende Substanz, wenn wir den Körper der Organismen mit diesem Ausdruck bezeichnen wollen, eine viel verwickeltere und tausendmal kompliziertere Organisation besitzt als die organischen Substanzen, mit deren Untersuchung sich der Chemiker beschäftigt, und daß sie auch dementsprechend eigentümliche Wirkungsweisen entfaltet, ist in meinen Augen eine Tatsache und keine mystische Vorstellung, wie es Verworn meint. Ebensowenig kann eine derartige Vorstellung — mag sie nun richtig oder falsch sein — als eine vitalistische bezeichnet werden. Denn ich halte daran fest, daß die komplizierte Organisation der Lebewesen sich auf natürlichem Wege Schritt für Schritt aus den Stoffverbindungen der leblosen Natur mit den ihr eigenen Kräften in langen Erdperioden entwickelt hat. Daß Urzeugung auch in der Gegenwart stattfindet, scheint mir nicht un-

möglich zu sein, wenn der Vorgang sich auch unseren Beobachtungen bis jetzt entzogen hat. Allerdings ist die Urzeugung für mich nur eine Hypothese, die noch des wissenschaftlichen Beweises bedarf.

Ich bin also weit entfernt, irgendeine unüberbrückbare Kluft zwischen Lebewesen und der unbelebten Natur errichten zu wollen. Unsere Erkenntnis ist hier wie dort nur eine teilweise, das Reich des Unerforschten ist auf beiden Gebieten größer als das in menschliche Erkenntnis Uebergegangene. Meinen Standpunkt bezeichne ich daher, wenn er auch von demjenigen mancher Physiologen abweichen mag, als einen mechanistischen in der philosophischen Bedeutung dieses Wortes. Ich halte diesen als einen der Tätigkeit des Naturforschers am meisten angemessenen; das schließt nicht aus, daß der Philosoph noch eine umfassendere und tiefer begründete Weltanschauung entwickeln kann. Auch Nägeli, mit dessen Auffassungsweise der biologischen Wissenschaft ich die meisten Berührungspunkte finde, hat seinem letzten großen Hauptwerk den Titel „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre" gegeben.

Dritte Gruppe der Einwände.

Beherrscht von der im vorausgegangenen Abschnitt besprochenen Ansicht, daß alle Vorgänge in den Lebewesen chemisch-physikalischer Natur seien, haben verschiedene Forscher den Versuch gemacht, eine Erklärung von der Entwicklung der Lebewesen, speziell von der Entstehung ihrer verschiedenen Organe, zu geben. Sie haben zu dem Zweck die viel besprochene und in den letzten Jahren wieder mehr in den Vordergrund tretende Theorie der „organbildenden Substanzen" aufgestellt.

Den Namen „organbildende Stoffe, resp. Substanzen" hat der berühmte Botaniker J. Sachs (1880) in seiner bekannten Abhandlung über „Stoff und Form der Pflanzenteile" gebildet und zur Erklärung der Bildung, des Wachstums und der Regeneration der Pflanzenorgane benutzt. Nach seiner Ansicht, die noch jetzt manche Anhänger hat, kann die Morphologie in die Reihe der echten Natur-

wissenschaften nur dadurch eingeführt werden, daß sie das Prinzip der Kausalität auch auf die Pflanzenform anzuwenden versucht; zu diesem Ziele aber sei der erste Schritt, der geschehen müsse, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe; denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden, oder, wie es an einer anderen Stelle heißt: „die morphologische Natur eines Organs ist in seiner materiellen Substanz begründet". Mit demselben Recht, wie man die Kristallformen der Weinsäure und Antiweinsäure, des rechts- und linksdrehenden Quarzes etc. als in ihrer materiellen Substanz begründet annimmt, sind auch die verschiedenen Formen der Blätter, Wurzeln, Sexualorgane etc. durch besondere Bildungsstoffe hervorgerufen worden. Unter Stoff versteht Sachs hierbei, wie ausdrücklich bemerkt wird, dasselbe, „was Physiker und Chemiker darunter verstehen". Er nimmt demgemäß ebensoviele spezifische Bildungsstoffe an, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind (Laubblätter, Zwiebelschalen, Schuppen, Staubgefäße, Karpelle, Antheren und Ovula, Antheridien, Archegonien und Sporangien), die neben ihrer verschiedenen Form sich auch durch Konsistenz, Geschmack, Geruch, chemische Reaktionen, Verhalten gegen Schwere und Licht, durch Aschenmischung etc. materiell unterscheiden.

Sachs läßt die zur Ausarbeitung dieser zahlreichen Bildungsstoffe ineinander greifenden chemischen Prozesse sich in der Art abwickeln, daß die später entstehenden Produkte durch die schon vorhandenen, vorher entstandenen Substanzen ihrer Natur nach bestimmt werden. Er stellt sich den Vorgang ähnlich vor, wie die aufeinander folgenden Prozesse in einer chemischen Fabrik, „wo aus dem ursprünglichen Rohmaterial nach und nach chemische Verbindungen der mannigfaltigsten Art und sogar in bestimmter Kristallform entstehen, bis endlich das wertvollste Produkt, vielleicht nur in äußerst kleiner Menge, zur Reindarstellung gelangt."

Die organbildenden Stoffe läßt Sachs vorzugsweise in den Laubblättern durch Assimilation entstehen und von dort aus in die übrigen Pflanzenteile hinwandern. Es sind also unorganisierte Baumaterialien, Proteine, Stärke, Zucker, Fette, welche von Pfeffer als

die plastischen Stoffe der Pflanzen aufgeführt werden; wenn sie durch die Gewebe oft auf weite Strecken hindurchwandern, z. B. von den Laubsprossen zu den Wurzeln, müssen sie sich in einem löslichen Zustand befinden.

Um die Hypothese an einem Beispiel noch näher zu erläutern, so nimmt Sachs besonders 2 Gruppen von organbildenden Stoffen an, die sproßbildenden und die wurzelbildenden. Es wandern nun, solange eine kräftige Hauptknospe des Sprosses vorhanden ist, in diese vorwiegend zur Sproßbildung geeignete Stoffmischungen von den Blättern her ein, wogegen die zur Wurzelbildung befähigten Substanzen in der entgegengesetzten Richtung zu den schon vorhandenen Wurzeln hinfließen. In dieser Weise werden auch die Erscheinungen der Regeneration erklärt: „Wird also ein Stück der Sproßachse abgeschnitten und in feuchter, warmer Umgebung gehalten, so werden die darin bereits vorhandenen zur Sproßbildung geeigneten Stoffe so wie bisher in akropetaler Richtung sich bewegen, die wurzelbildenden dagegen in basipetaler, d. h. die Sproßknospen werden an einem abgeschnittenen Stengelstück am Gipfelende, die jungen Wurzeln am basalen Ende zum Vorschein kommen.“ Umgekehrt geht es bei der Regeneration eines abgeschnittenen Wurzelstückes zu. In dieser Weise läßt Sachs in der Organisation und Lebenstätigkeit der Pflanze selbst wirkende Ursachen gegeben sein, durch welche die Entstehungsorte neuer Wurzeln und Sprosse bestimmt werden.

In den letzten Jahren hat die Lehre von den „organbildenden Substanzen“ besonders unter den amerikanischen Biologen an Boden gewonnen. Ich beschränke mich, auf die Ansichten einzugehen, wie sie kürzlich Conklin in der eingangs erwähnten Schrift: „The mechanism of heredity“ zusammengefaßt hat. Auch Conklin hält es für so gut wie sicher, daß in letzter Hinsicht die charakteristischen Eigenschaften des tierischen Keims von seiner chemischen und physikalischen Konstitution abhängig sind. Die Differenzierung des befruchteten Eies, welche sich auf früheren oder späteren Stadien der Entwicklung ausbildet, erklärt er dadurch, daß verschiedene Substanzen auftreten und lokalisiert werden. Allerdings sei die

Ursprungsweise dieser verschiedenen Substanzen wenig bekannt, doch müsse man annehmen, daß sie durch das Zusammenwirken von Kern und Protoplasma entstehen und nicht von einem dieser beiden allein; und daher erscheine es notwendig, daß beide bei dem Mechanismus der Erblichkeit beteiligt sind. Den positiven Beweis, daß „organbildende Substanzen" in dem Eiplasma enthalten sind, findet Conklin in dem Verhalten der Eier der Anneliden, Mollusken und Ascidien geliefert. Besonders verweist er auf die von ihm untersuchten Ascidien, in deren Eiern die Substanzen, welche an der Bildung des Ektoderms und Entoderms, der Muskeln, des Mesenchyms, der Chorda und des Nervensystems beteiligt sind, schon im Zweizellenstadium in ähnlichen Lagen und Verhältnissen wie die korrespondierenden Organe der Larve vorgefunden werden. Wenn irgendeine dieser Substanzen dem Ei genommen werde, so lasse der aus ihm entstehende Embryo das korrespondierende Organ vermissen, und umgekehrt, wenn diese Substanzen in abnorme Lage am Ei gebracht werden, erscheinen die charakteristischen Organe, denen sie den Ursprung geben, in derselben abnormen Lage. Einige Tierstämme sollen sich durch die Unterschiede in der Lokalisation ihrer Eisubstanzen voneinander unterscheiden lassen, derart, daß die Stammcharaktere im Eiplasma in ihren allgemeinen Zügen kenntlich sind.

Zum Schluß seiner Betrachtungen hebt allerdings Conklin hervor, daß ohne Zweifel die Differenzierungen des Eiprotoplasmas der Hauptsache nach während der Bildung des Eies im Eierstock und als Resultat des Zusammenwirkens von Kern und Protoplasma entstanden sind; trotzdem bleibe die Tatsache bestehen, auf welche durch den Druck in anderen Buchstaben besonderes Gewicht gelegt wird, daß zur Zeit der Befruchtung die erblichen Eigenschaften der beiden Keimzellen nicht gleich sind, daß die ganze erste Entwicklung, mit Einschluß der Polarität, der Symmetrie, des Teilungstypus und der relativen Stellung und Proportion zukünftiger Organe im Protoplasma der Eizelle im voraus determiniert ist, und daß nur die Differenzierungen der späteren Entwicklung durch den Samen beeinflußt werden. Kurz und gut, das Eiplasma fixiert den Typus der Entwicklung, Samen- und Eikerne liefern nur das Detail dazu.

In diesen Schlüssen erblickt übrigens Conklin keine Zurückweisung der „nuclear inheritance theory", sondern nur eine tiefe Modifikation derselben. (Siehe Zusatz 8.) Auf der einen Seite werde zwar das Argument zerstört, daß eine Aequivalenz der Erbmassen im Ei und Samenfaden bestehen müsse, weil von beiden Eltern ihre Eigenschaften in gleicher Weise vererbt würden. Auf der andern Seite sei es aber höchst wahrscheinlich, daß beide Eltern ihre Eigenschaften in gleicher Weise vererben, soweit es sich um Charaktere handele, welche spät in der Entwicklung erscheinen. Nur in den frühen und wichtigen Zügen der Entwicklung seien sowohl erbliche Merkmale wie die Substanz hauptsächlich von der Mutter geliefert.

Sehr ähnliche Ansichten wie Conklin vertritt Rabl in seiner Leipziger Antrittsvorlesung. Die Grundlagen für seine Lehre entnimmt er dem Studium der Mosaikeier, den Experimenten von Fischel, Crampton, Wilson, Conklin, Lillie, Jennings, Blochmann und seinen eigenen älteren Beobachtungen über Mosaikentwicklung. Ueber die sich abweichend verhaltenden Regulationseier spricht er die Vermutung aus, daß sie sich doch bei weiterer Untersuchung ähnlich wie die Mosaikeier verhalten werden. Auch er betont die Wechselbeziehungen und den Stoffaustausch zwischen Kern und Protoplasma wie Verworn und Conklin.

Ebenso erklärt er sich als Anhänger der Lehre von den „organbildenden Substanzen", führt sie aber im Detail in einer etwas anderen Art aus. Denn für ihn sind die im reifen, befruchtungsfähigen Ei enthaltenen Stoffe des Nahrungs- und Bildungsdotters noch nicht die organbildenden Substanzen selbst, sondern nur Plasmaarten, welche für die spätere Erzeugung der organbildenden Stoffe unbedingt erforderlich und von grundlegender Bedeutung sind; sie werden erst, wie dies auch Conklin angibt, während der Wachstumsperiode der Eizelle im Ovarium unter „materieller Beteiligung des Kerns und seines Chromatins" gebildet.

Ein besonderes Gewicht aber legt Rabl auf seine Annahme, daß die organbildenden Stoffe und ihre Vorstufen von ihrer ersten Erzeugung an, wie überhaupt alle Materialien in der Zelle auf das

genaueste lokalisiert sind, und daß dementsprechend auch der ganze Zellenleib ein festes architektonisches Gefüge besitze. Infolgedessen läßt er auch die Zellen während des Teilungsprozesses voneinander verschieden werden, da sie ungleiche organbildende Stoffe zugeteilt erhalten, während er die Teilung der Kerne und ihrer Chromosomen stets als eine qualitativ gleiche oder „erbgleiche“ bezeichnet. Dies gilt ihm namentlich für die frühen Stadien der Entwicklung. „Alle Beobachtungen über Mosaikfurchung, welche auf die verschiedene Verteilung der Substanzen des Eiplasmas Rücksicht nehmen“, bemerkt Rabl, „zeigen, daß diese Substanzen in verschiedener, aber stets durchaus gesetzmäßiger Weise auf die verschiedenen Zellen verteilt werden. Eine Zelle, welche bei der weiteren Entwicklung nur Mesodermzellen liefert, erhält eine andere Art von Plasma, als eine andere, die nur Ektoderm- oder Entodermzellen hervorgehen läßt“.

Rabl ist daher ein entschiedener Gegner irgendeiner Art von Isotropie des Protoplasma (Zusatz 9); so tritt er auch der herrschenden Auffassung entgegen, nach welcher die Teilung des Protoplasmas im Gegensatz zur Karyokinese ein relativ einfacher Vorgang sei. „Denn wer bedenkt“, bemerkt er, „mit welch peinlicher Genauigkeit bei einer Teilung die verschiedenen Plasmaqualitäten an ihren Bestimmungsort gebracht werden, wird zugeben müssen, daß dazu ein mindestens ebenso komplizierter und genau funktionierender Apparat notwendig ist, wie zur gleichmäßigen Verteilung der chromatischen Substanz.“ Aus der Regelmäßigkeit der Furchung und aus dem Umstande, daß der Furchungsmodus bei allen Individuen einer und derselben Art der gleiche, bei den Individuen verschiedener Arten, Familien und Ordnungen ein verschiedener ist, glaubt er schließen zu müssen, daß die Richtung einer jeden Furche in der Organisation der Eizelle und ihrer Abkömmlinge fest begründet ist. Wäre dies nicht so, so könnte es nach seiner Meinung „keine geordnete Entwicklung, kein geordnetes Wachstum geben; Mißbildung müßte auf Mißbildung folgen, und nur eine Kette von Zufällen könnte zur Entstehung eines harmonischen Ganzen führen.“

Was die Stellung Rabls zur Lehre von der Bedeutung der Kernsubstanzen betrifft, so ist dieselbe eine ähnliche wie bei Conklin.

„Die Chromosomen des Spermakerns und des Eikerns, die bei der Befruchtung sich zum Furchungskern vereinigen“, heißt es auf p. 70, „repräsentieren gewissermaßen die Eigenschaften der Eltern. Die beiden Gruppen sind also individuell voneinander verschieden. Darüber kann wohl keine Meinungsverschiedenheit bestehen. Innerhalb der beiden Gruppen aber repräsentieren meiner Ansicht nach — und hierin stimme ich mit Weismann überein — die einzelnen Chromosomen die Eigenschaften weiter entfernter Vorfahren. Die beiden Vorkerne sind einander äquivalent. Vom Bau und von der funktionellen Bedeutung der Chromosomen hängen aber wieder die organbildenden Substanzen ab und von diesen in letzter Linie die Merkmale des entwickelten Organismus. Ist nun ein Chromosom sozusagen kräftiger als die andern, oder sagt ihm das Eiplasma, in dem es lebt nnd aus dem es seine Nahrung bezieht, besser zu, so wird es einen stärkeren Einfluß auf die Bildung jener Substanzen und also auch auf die Vererbung der durch sie bestimmten Eigenschaften nehmen als die anderen Chromosomen.“ Es stimmt daher Rabl auch den Ausführungen von Sutton und Boveri vollkommen bei, daß die Lösung gewisser Fragen der Vererbungslehre nur auf der Grundlage der Lehre von der Chromosomenkontinuität möglich ist. Und auch darin gibt er ihnen recht, „daß es die Vorgänge der Chromatinreifung und der Befruchtung sind, aus denen heraus das Mendelsche Gesetz oder die Mendelschen Regeln erklärt werden müssen.“

Gleichwohl glaubt Rabl, daß die Substanz der Geschlechtskerne die Bezeichnung „Vererbungssubstanz“, „Anlagensubstanz“ oder „Erbmasse“ nicht verdiene. Denn wer seinen bisherigen Ausführungen aufmerksam gefolgt sei, werde, wie ihm scheine, diese Frage verneinen müssen. „Die organbildenden Substanzen, die in der Entwicklung eines Organismus eine so große Rolle spielen und deren Entstehung für das Verständnis der Vererbungserscheinungen von so grundlegender Bedeutung ist, entstehen durchaus nicht aus der chromatischen Substanz der Geschlechtskerne. Wäre diese allein vorhanden und das Protoplasma eine isotrope Masse, so könnten keine organbildenden Substanzen entstehen. Dazu sind eben die Plasmaarten des Eies mit den ihnen innewohnenden Qualitäten ebenso not-

wendig und unentbehrlich, wie die Substanzen, die von den Chromosomen geliefert werden. Nur aus der Wechselwirkung beider können organbildende Substanzen entstehen."

Rabl ist auch noch näher auf die Frage eingegangen, wie man sich zur Erklärung des Entwicklungsprozesses das Zusammenwirken von Kern und organbildenden Substanzen vorzustellen habe; er ist hierbei zu Anschauungen gekommen, die in manchen Beziehungen Vergleichspunkte zu Weismanns Zerlegung des Keimplasmas darbieten; nur überträgt er, was dieser in den Kern hineinverlegt, auf das Zellplasma. Während Weismann eine Architektur des im Kern enthaltenen Keimplasmas, nimmt Rabl eine komplizierte Architektur des mit organbildenden Substanzen (resp. deren Vorläufern) ausgestatteten Eiplasmas an. Während Weismann die Lehre von der erbungleichen Kernteilung und die Zerlegung der Gesamtanlage in Einzeldeterminanten und ihre Verteilung auf die einander folgenden Zellgenerationen ausgearbeitet hat, mißt Rabl eine entsprechend große Bedeutung der qualitativ ungleichen Plasmateilung bei, hält dagegen an der erbgleichen Kernteilung fest. Während Weismann das Chromatin infolge seiner gesetzmäßigen Zerlegung in Einzeldeterminanten in jeder Art von Zellen ein verschiedenes sein und ihren spezifischen Charakter bestimmen läßt, stellt Rabl umgekehrt die Lehre auf, daß das Zellplasma je nach der organbildenden Substanz, die es bei der qualitativ ungleichen Teilung erhält, die Chromosomen des ihm zugehörigen Kernes zwingt, einen etwas anderen Bau, eine etwas andere chemische Konstitution anzunehmen. Nur in einem Punkt erhält hier der Vergleich zwischen Weismann und Rabl eine Lücke, als dieser das Chromatin auch in entgegengesetzter Richtung wieder verändernd und umgestaltend auf die organbildenden Substanzen einwirken läßt. Nach Rabl ist demnach jede Zellgeneration durch ihre besonderen plasmatischen Substanzen gekennzeichnet; die Substanzen, die sich nach der Befruchtung im Ei bilden, sind ganz andere als die, die sich später in irgendeinem Organ oder irgendeinem Gewebe des fertigen Organismus finden. Die Zahl der Umbildungen, die jene Substanzen des Eies von den definitiven Zuständen trennen, ist so groß wie die Zahl der

qualitativ ungleichen Plasmateilungen, welche zwischen jenem Anfangsstadium der Entwicklung und ihrem Ende liegen; denn jede ungleiche Teilung hat mit Notwendigkeit eine Um- und Weiterbildung der bereits vorhandenen Substanzen im Gefolge. Das Resultat des Entwicklungsprozesses führt also auch nach Rabl wie nach Weismann zu einer völligen Zerlegung der Architektur entweder des Zellplasmas (Rabl) oder der Kernsubstanz (Weismann); infolgedessen haben nach der Theorie beider Forscher die Zellen, die Weismann Somazellen nennt, die ursprünglichen Arteigenschaften und die Anlage zum Ganzen eingebüßt.

Da sich auf diesem Wege die Reproduktionserscheinungen nicht erklären lassen, wird Rabl ebenso wie Weismann zu der Annahme einer besonderen „Keimbahn" gezwungen, in welcher die Zellen ihre volle Erbanlage beibehalten. Nach Weismann wird die Kontinuität des Keimplasma durch erbgleiche Teilung der Chromosomen in gewissen Zellfolgen gesichert. Nach Rabl beruht sie darauf, daß die Chromosomen ihre ursprüngliche Beschaffenheit in solchen Zellen bewahren, in welchen sie in eine genügende Menge von Protoplasma mit allen ursprünglichen Qualitäten in voller Reinheit eingebettet sind. Dies geschieht in der sogenannten Keimbahn. In dieser entledigen sich die Propagationszellen schließlich aller spezifischen (also organbildenden) Substanzen und werden dadurch zu Urkeimzellen, in denen nun alle weiteren Plasmateilungen qualitativ gleiche Hälften liefern.

Seine Erörterungen hierüber faßt Rabl zu dem Schlußergebnis zusammen, daß die Kontinuität der Keimesorganisation, die wir schon aus theoretischen Gründen anzunehmen gezwungen sind, ihren Grund in letzter Linie nur in einer qualitativ ungleichen Teilung des Protoplasmas bei qualitativ gleicher Teilung des Kerns haben kann. Diese Kontinuität der Keimesorganisation ist aber etwas anderes, etwas viel Umfassenderes, als die „Kontinuität des Keimplasmas" im Sinne Weismanns. Nicht die Substanz der Chromosomen allein, sondern alle wesentlichen Substanzen des Protoplasmas müssen in ihrer ursprünglichen Reinheit erhalten bleiben, wenn sich aus einer Zelle ein neuer Organismus entwickeln, mit anderen Worten, wenn diese Zelle

die Bedeutung einer Keimzelle besitzen soll; ebenso aber müssen auch alle morphologischen Strukturen erhalten bleiben, an die jene Substanzen geknüpft sind und ohne die sie ihre Wirkungen nicht entfalten können.

Von Conklin und Rabl werden die im Eiplasma verteilten organbildenden Substanzen als Beweis gegen die nukleäre Idioplasmahypothese verwertet. Mir scheint der Beweis nicht geglückt zu sein. Denn, um es gleich zu sagen: es fallen die sogenannten „organbildenden Substanzen" von Conklin, Rabl und anderen Autoren gar nicht unter den Begriff des Idioplasma, d. h. derjenigen Substanz, welche Träger der erblichen Anlagen ist. Diese Behauptung näher zu begründen wird jetzt noch unsere letzte Aufgabe sein.

Die Worte „organbildende Substanzen" sind ein recht unklarer Begriff; sie können in der Tat auch, wie uns die Geschichte lehrt, in verschiedenem Sinne gebraucht werden.

So kann man unter „organbildender Substanz" einen Stoff verstehen, der selbst zwar unorganisiert ist, aber die Fähigkeit besitzt, ein Organ zu bilden. Es ist dies die alte Ansicht von Caspar Friedr. Wolff und von Blumenbach. Nach Wolffs Theorie der Epigenese werden ja die sich entwickelnden Organe immer erst als eine unorganisierte Substanz abgeschieden, und diese beginnt sich erst infolge einer „ihr eigentümlichen und wesentlichen Kraft", „der Vis essentialis", des Nisus formativus Blumenbachs allmählich zu organisieren. Um zwei sehr bezeichnende Beispiele aus Wolffs Schriften anzuführen, so sind es „gallenhafte Säfte in einer Vegetationsperiode, welche die Leber hervorbringen und bilden". Es sind in einer anderen Periode „wässerige, mit Salzteilen geschwängerte Säfte, welche die Nieren produzieren."

Die alte Ansicht von Wolff scheint mir Sachs in seiner Schrift über Stoff und Form der Pflanzenorgane nur in ein etwas moderneres Gewand gekleidet zu haben, wenn er wurzelbildende und knospenbildende Substanzen dahin streben läßt, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich wie gelöste Salze bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigentümlichen

Kristallformen gewinnen, oder wenn er bei gewissen Störungen der Ernährung und Saftbewegung die Bildungssubstanz männlicher Organe in die bereits angelegten weiblichen Organe eindringen und ebenso die zur Erzeugung weiblicher Organe befähigte Substanz in die bereits angelegten Staubgefäße eindringen läßt. Sachs hat daher auch gegen das von Wolff und Blumenbach gebrauchte Wort „Gestaltungstrieb" nichts einzuwenden, wenn es zur Bezeichnung der von ihm erwähnten Verhältnisse dienen soll.

Bei dem zuerst hier angeführten Gebrauch der Worte „organbildende Substanz" spielt in mehr oder minder klarer Weise die Vorstellung der Urzeugung mit hinein; denn es wird unorganisierten Stoffen ein Vermögen zugeschrieben, lebende Substanz aus sich produzieren zu können. Nach dem gegenwärtigen Stande der Biologie sind derartige Ideengänge als unzutreffend zurückzuweisen. Denn in der Organisation der Zelle, in ihrem Vermögen sich durch Teilung ins Unbegrenzte zu vermehren und sich nach den verschiedensten Richtungen zu differenzieren, liegen die eigentlichen inneren Ursachen für die Entwicklung irgend eines Organes, nicht aber in „organbildenden Substanzen", die im Körper von Pflanzen und Tieren zirkulieren und sich an bestimmten Stellen ansammeln und organisieren sollen.

Nehmen wir zwei Beispiele. Wenn die Niere auf einer Körperseite entfernt wird, so beginnt nach einiger Zeit die andere sich zu vergrößern und oft fast das doppelte Volumen zu erreichen, so daß durch sie die ganze Menge der im Körper gebildeten harnfähigen Stoffe mit derselben Leichtigkeit wie früher ausgeschieden werden kann. Hier sind es auch nicht die harnfähigen Substanzen, welche das Mehr an Nierensubstanz gebildet haben, sondern die Nierenzellen. Diese werden infolge der an sie herantretenden funktionellen Mehrbeanspruchung zu erneuter und gesteigerter Vermehrung veranlaßt, eignen sich die erforderlichen Baumaterialien aus dem Blute gemäß ihrer Anlage an und bewirken dadurch eine Vermehrung der gewundenen Harnkanälchen. Wenn bei diesem Prozeß auch die im Blut durch die Nieren zirkulierenden „harnfähigen Substanzen" als äußere Ursachen oder als Reize in irgendeiner Weise

mitwirken, so gehen sie doch in die Bildung von Nierensubstanz, wie klar ersichtlich ist, nicht selbst mit ein; denn sie wandern ja nur durch die Nierenzellen hindurch, um vollkommen ausgeschieden zu werden.

Als zweites Beispiel wähle ich die Regeneration einer Amphibiengliedmaße. Wenn bei einem jungen Triton eine ganze hintere Extremität in einiger Entfernung vom Hüftgelenk abgeschnitten wird, entsteht durch Wucherung der den Schnitt begrenzenden Zellen ein Höcker aus undifferenziertem, kleinzelligem Gewebe. Er kann als die Anlage der Extremität bezeichnet werden, da er das Vermögen besitzt, durch Wachstum und Differenzierung sich in die einzelnen Abschnitte der Hintergliedmaße, in die 5 Zehen und in die zahlreichen und in charakteristische Formen gebrachten Gewebe, in Knorpel- und Knochenstücke, in Muskel- und Sehnenstränge und dergleichen umzuwandeln. Auch in diesem Falle liegt ohne Frage die eigentliche Ursache zur Extremitätenbildung erstens in der Organisation der den Höcker bildenden embryonalen Zellen, in ihrem Idioplasma mit seinen eigentümlichen Eigenschaften, und zweitens in den Nachbarschaftsbeziehungen und der hieraus sich ergebenden Abhängigkeit, in welcher der Extremitätenhöcker zum Gesamtorganismus als ihm zugehöriger und integrierter Teil steht. Denn je nachdem der Schnitt mehr distal oder proximal an der hinteren Gliedmaße angelegt ist, erzeugt ja der kleinzellige Höcker bald nur den abgeschnittenen Fuß, oder diesen und einen Teil des Unterschenkels, oder sogar noch ein Stück des Oberschenkels dazu. Auf die Eigenart des Regenerationsprozesses haben die durch den Blutstrom herbeigeführten Substanzen keinen direkten Einfluß; von den embryonalen Zellen aufgenommen, werden sie nur als Nährmaterialien zu ihrem Eigenwachstum und zur Differenzierung der verschiedenen Plasmaprodukte verwandt. Also sind es die Zellen mit ihren idioplastischen Eigenschaften, welche die vom Blut bezogenen Rohmaterialien in kompliziertere chemische Verbindungen überführen und schließlich auch zu Bestandteilen der lebenden Substanz machen, bald Knorpel oder Knochengewebe, bald Muskel-, Nerven-, Bindegewebe erzeugen; also gibt es keine organbildenden Stoffe, die

im Blute zirkulierend sich an der Amputationsstelle abscheiden und zu lebender Substanz werden.

Nicht anders verhält es sich mit den organbildenden Substanzen, welche Sachs für die Gestaltungsprozesse im Pflanzenkörper angenommen hat. Wenn an einem abgeschnittenen Stengelstück an beiden Enden junge Knospen entstehen und an der Basis zu Wurzeln, am Gipfelende zu Zweig- und Laubsprossen werden, so werden diese Erscheinungen ebensowenig wie die oben von der Tritonextremität beschriebenen von der Zirkulation wurzelbildender und sproßbildender Substanzen, von ihrer Anhäufung am basalen oder oberen Stengelende und von ihrer Abscheidung daselbst verursacht, sondern durch die Vermehrung von embryonalen Zellen, die nach ihrer Lage zum Ganzen oder durch ihre Nachbarschaftsbeziehungen veranlaßt werden, diese oder jene Anlage ihres Idioplasmas zu aktivieren und je nachdem zu Wurzeln oder Sprossen zu werden. Auch hier sind die organbildenden Stoffe von Sachs nichts mehr als Nährmaterialien, die selbst ohne formbildende Kraft durch die Zellen in einen formbildenden Prozeß, in die Entwicklung von Wurzeln oder Sprossen hineingezogen werden.

Daß Nährmaterialien auf die spezifische Gestaltung eines Organismus keinen Einfluß ausüben, hat schon Nägeli in seinem öfters zitierten Werk in folgender, zutreffender Weise ausgeführt: „Wir dürfen mit größter Gewißheit behaupten, daß die Ernährung, vorausgesetzt, daß sie ausreichend ist, in jedem Zustand ziemlich indifferent sich verhält, daß der Vegetarianer bezüglich aller dauernden Eigenschaften ebenso gesichert ist, wie derjenige, der sich ausschließlich von Fleisch nährt, und daß auch die Meinung von der vererbenden Wirkung der Ammenmilch nicht mehr ist als ein Ammenmärchen." „Wir begreifen daher auch, warum die verschiedenartige Ernährung keinen Einfluß auf die individuelle Veränderung und Sippenbildung ausübt, warum das Pfropfreis auf seiner Unterlage fast immer unverändert bleibt, und warum der Schmarotzer nichts von seinem Ernährer annimmt." Mit vollem Recht hat daher Th. H. Morgan in seinem Buch über Regeneration erklärt: „Es dürfte in der Tat nicht schwierig sein, Beweise für die Unhaltbarkeit der Sachs-

schen Hypothese der organbildenden Stoffe von überallher beizubringen."

In einer etwas anderen Weise als C. Fr. Wolff und J. Sachs gebrauchen Conklin und Rabl den Begriff „organbildende Substanzen". Denn sie wenden den Begriff auf Stoffe an, die bereits sich im Protoplasma des Eies vorfinden und durch den Furchungsprozeß auf die von ihm abstammenden Zellen verteilt werden. Diese beeinflussen also, wenn ich recht verstehe, die Organbildung, indem sie die Zellen beeinflussen, deren Bestandteile sie sind, und aus denen sich Organe entwickeln.

Man könnte hieraus den Schluß ziehen, daß die „organbildenden Substanzen" selbst die Träger erblicher Anlagen oder Idioplasma sind. Rabl und Conklin würden dann von uns nur darin abweichen, daß sie erstens die von Nägeli, Weismann und mir gebrauchten Bezeichnungen durch eine neue ersetzen, und daß sie zweitens das Idioplasma anstatt allein im Kern, zum Teil auch in das Protoplasma der Zelle eingebettet sein lassen.

Es scheint mir aber nicht, als ob in dieser Weise die organbildenden Substanzen von Conklin, Rabl und anderen Autoren, die den Namen gebrauchen, aufgefaßt werden. Auf der einen Seite finden wir bei ihnen nirgends eine Andeutung, daß es elementare Lebenseinheiten sind, welche die Eigenschaft besitzen, durch Assimilation zu wachsen und sich durch Selbstteilung zu vermehren. Auf der anderen Seite werden von ihnen Angaben gemacht, die sich mit dem Begriff von Trägern erblicher Anlagen absolut nicht vereinbaren lassen. Denn als solche müssen sie einmal organisierte Substanzen sein, die sehr beständig sind — auf ihnen beruht ja die Eigenart der Organismen, von der wir wissen, daß sie sich in langen Zeiträumen in ihren wesentlichen Zügen kaum verändert hat, und daß sie auch wechselnden äußeren Einflüssen, wie Ernährung, Klima etc. ein großes Beharrungsvermögen entgegensetzt. Zweitens müssen die erblichen Anlagen von Anfang an in der Keimzelle vorhanden sein — sonst wären sie ja nicht ererbt!

Was den ersten Punkt betrifft, so sind nach Rabl die organbildenden Substanzen von sehr unbeständiger und metabolischer Art.

Wenn man im Ei ein Ektoplasma, Myoplasma, ein Chymoplasma u. dgl. als Substanzen unterscheidet, die zur Entwicklung der äußeren Haut, der Muskulatur, des Bindegewebes des Embryo in kausaler Beziehung stehen, so brauchen dieselben — bemerkt Rabl — durchaus noch nicht gleichbedeutend zu sein mit den Stoffen, die später tatsächlich in den betreffenden Organen angetroffen werden. Vielleicht sind es verhältnismäßig einfache Substanzen, die erst noch einer weiteren mehr oder weniger tiefgreifenden Umbildung unterzogen werden müssen, um zu jenen Stoffen zu werden. Nur insofern also dürfen wir sie mit den gewählten Namen bezeichnen, als sie zur Bildung jener Stoffe unbedingt erforderlich sind und durch andere nicht ersetzt werden können. „Die Zahl der Umbildungen, die jene Substanzen des Eies von den definitiven Zuständen trennen, ist so groß wie die Zahl der qualitativ ungleichen Plasmateilungen, welche zwischen jenem Anfangsstadium der Entwicklung und ihrem Ende liegen."

Wenn schon nach dieser Charakteristik die organbildenden Substanzen kein Idioplasma, keine Träger erblicher Anlagen sein können, so tritt dies noch viel schärfer bei Erörterung des zweiten Punktes hervor.

Ein fester Pfeiler der modernen Entwicklungslehre ist der Satz von der Kontinuität des Entwicklungsprozesses, der Satz, daß die Anlage zu einem neuen Geschöpf von Generation zu Generation auf dem Wege der Zellteilung überliefert wird. In den Keimzellen muß daher zu allen Zeiten ihrer Ausbildung die volle Anlage vorhanden sein. Dagegen lassen Rabl und Conklin die organbildenden Substanzen erst durch die Wechselwirkung von Protoplasma und Kern, durch ihren Stoffaustausch, durch eine kontinuierliche Kette chemischer Prozesse im Laufe der Entwicklung erzeugt werden. Im Urei fehlen sie noch. „Es scheint die Funktion des unreifen Eies, der Eibildungszelle", bemerkt Rabl, „eine doppelte zu sein. Erstens baut es während der langen Dauer der Wachstumsperiode den Nahrungsdotter auf, zweitens aber bildet es jene Stoffe, die, wenn sie auch vielleicht noch nicht als organbildende Substanzen bezeichnet werden dürfen, doch zu deren späterer Bildung unentbehrlich und von grundlegender Bedeutung sind."

In gleicher Weise wie Rabl hebt auch Conklin hervor: „On the other hand, there is no doubt that the differentiation of the egg cytoplasm have arisen, in the main, during the ovarian history of the egg, and as a result of the interaction of nucleus and cytoplasm."

Rabl bezweifelt sogar, ob der Bildungsdotter des fertigen Eies bereits organbildende Substanzen besitzt. Er glaubt es nicht, weil es noch niemanden gelungen ist, kernlose Bruchstücke unbefruchteter Eier zu irgend etwas, was einer Organbildung oder Plasmadifferenzierung ähnlich sähe, zu bringen, obwohl man doch andererseits mit Sicherheit weiß, daß solche Stücke nicht sofort absterben, sondern noch einige Zeit weiter leben und sogar rhythmische Bewegungen auszuführen imstande sind. Er verweist auf die Experimente von Wilson am Dentaliumei, zu welchen er bemerkt: „Enthielte das untere weiße Feld des Dentaliumeies bereits organbildende Substanzen, so sollte man erwarten dürfen, daß sich aus ihm zum mindesten solche plasmatische Strukturen. wie es die Wimperhaare des Apikalorgans sind, entwickeln könnten."

Ich glaube endlich keinen Fehlschluß zu tun, wenn ich behaupte, daß Rabl die „organbildenden Substanzen" sogar als etwas Grundverschiedenes vom Idioplasma, als etwas ihm Entgegengesetztes, betrachtet. Es geht dies deutlich daraus hervor, daß er sie während des Entwicklungsprozesses durch ungleiche Plasmateilung aus einem Teil der Zellen entfernt werden läßt. Nur diejenigen Zellen, welche sich von den organbildenden Substanzen gleichsam ganz gereinigt haben und nur noch indifferentes Plasma führen, läßt er die Keimbahn bilden und zu Ureiern werden, in denen nun alle weiteren Plasmateilungen qualitativ gleiche Hälften liefern.

Zu dem an die Spitze dieser Betrachtung gestellten Ergebnis, daß die „organbildenden Substanzen" nach der Darstellung von Rabl und Conklin nicht unter den Begriff des Idioplasma fallen, werden wir noch durch eine zweite Betrachtungsweise auf einem ganz anderen Wege geführt.

Eine allgemeine Theorie darf sich nicht auf einen einzigen Spezialfall stützen, sondern muß die Gesamtheit der zu erklärenden

Erscheinungen in das Auge fassen. Conklin, Rabl und andere Forscher, die sich die Lehre der organbildenden Substanzen zu eigen machen, gehen nur von der Eizelle aus und legen den Verschiedenheiten, die sie in der Tierreihe aufweist, eine hohe Bedeutung für die Frage nach den Faktoren, welche die Organbildung bestimmen, bei, obwohl diese groben und sichtbar hervortretenden Verschiedenheiten ihrer Hauptsache nach von der Ansammlung von Nährmaterialien, also einem doch mehr untergeordneten Faktor, offenbar hervorgerufen sind. Ebensogut wie das Ei ist aber auch die männliche Fortpflanzungszelle, der Samenfaden, oder bei den Pflanzen das Pollenkorn, der Träger der erblichen Anlage, wie schon früher bewiesen wurde.

Bei ihnen ist aber von organbildenden Substanzen, auf deren Gegenwart der große Umfang der Eizelle zum Teil beruht und denen manche Forscher einen so großen Wert beimessen, keine Spur nachweisbar. Desgleichen werden sie in den Knospen vermißt, die aus kleinen protoplasmaarmen Embryonalzellen zusammengesetzt sind und bei Pflanzen und bei vielen wirbellosen Tieren zur ungeschlechtlichen Vermehrung dienen. Obwohl die Bildungsvorgänge einen wesentlich anderen Verlauf darbieten, je nachdem bei einer Hydra oder bei einer Clavellina das neuerzeugte Individuum aus einem großen, dotterreichen Ei oder aus einer Knospe entstanden ist, so fällt doch in beiden Fällen das Endprodukt in gleicher Weise aus.

Bei einer allgemeinen Theorie müssen endlich auch die Erscheinungen der Regeneration berücksichtigt werden. Hier versagt die Lehre von den organbildenden Substanzen ebenfalls.

Wenn wir das alles zusammenfassen und dabei sehen, daß weder in einem Samenfaden, noch in einer Knospe, noch in einem der Regeneration dienenden, kleinzelligen Gewebe, noch in einer Embryonalzelle, in allen diesen Trägern erblicher Anlagen weder organbildende Keimbezirke, noch örtlich ausgeteilte, organbildende Substanzen zu unterscheiden sind, dann ist wohl der Beweis als geglückt zu betrachten, daß sie auch im Ei nicht Träger erblicher Anlagen sein können, sondern eine andere und jedenfalls eine mehr untergeordnete Bedeutung haben müssen. Und worin besteht dieselbe alsdann?

Jedenfalls sind die sogenannten „organbildenden Substanzen" nicht der Faktor, welcher die Richtung und die Art des Entwicklungsverlaufes primär bestimmt. Dieser Faktor ist die in der spezifischen Organisation des Idioplasma gegebene erbliche Anlage; wie im Samenfaden, ist er auch schon in der Ureizelle vorhanden. Da in ihr aber nach der Darstellung von Rabl und Conklin organbildende Substanzen noch fehlen, so sind diese unter allen Umständen selbst kein Idioplasma; sie werden auch erst beim Wachstum des Eies im Eierstock in Abhängigkeit und unter dem Einfluß des schon früher vorhandenen Idioplasma gebildet. Ob in einer Wirbeltierabteilung dotterarme Eier mit äqualer Furchung, oder telolecitale, inäqual sich furchende oder meroblastische, partiell gefurchte Eier gesetzmäßig entstehen, ist ebensogut eine Folge erblicher Anlage, wie es andere Merkmale sind, die beim Embryo oder erwachsenen Tier nach und nach zutage treten. Daß die organbildenden Substanzen, wenn einmal unter dem Einfluß des Idioplasma entstanden, auch mitbestimmend auf den weiteren Entwicklungsgang einwirken, soll nicht in Abrede gestellt werden. Aber auch dann bleibt das eigentlich Ausschlaggebende und die Richtung Bestimmende die erbliche Anlage; ihr gegenüber gehören die organbildenden Substanzen nur zu den Bedingungen, die zur Aktivierung einer Anlage erforderlich sind, oder mit anderen Worten, sie wirken als Entwicklungsreize nach Art der chemischen Substanzen, durch deren Verwendung der Experimentator Lebewesen zu Chemomorphosen veranlassen kann.

Wenn die hier vorgetragene Auffassung richtig ist, dann berührt überhaupt die Hypothese von den „organbildenden Substanzen" die Lehre, daß das Idioplasma im Kern der Zelle lokalisiert ist, gar nicht; sie läßt sich nicht als Beweis gegen sie verwerten. Vielleicht möchte es sich aber auch empfehlen, die Bezeichnung „organbildende Substanzen" ganz fallen zu lassen, da sie mir sehr geeignet erscheint, zu Mißverständnissen und Unklarheiten zu führen, wie ich auf den vorausgehenden Seiten im einzelnen nachzuweisen versucht habe.

Wenn wir zum Schluß jetzt noch auf den zurückgelegten Weg einen Rückblick werfen, so werden wir gestehen müssen, daß wir auf ihm mit recht verschiedenartigen Ansichten bekannt geworden

sind, wie sich die einzelnen Forscher die Bedeutung von Ei und Samenfaden als die Anlagesubstanzen für das neue aus ihnen entstehende Geschöpf vorstellen. Trotz vieler Einwände aber werden wir, wie ich glaube nachgewiesen zu haben, die von mir und Strasburger 1884 aufgestellte Lehre, daß das Idioplasma von Nägeli in der Kernsubstanz der Zelle zu suchen, und daß der Kern das Vererbungsorgan katexochen ist, mit den Worten Boveris (1907, p. 260) als eine **Hypothese bezeichnen müssen, „die eine Reihe gewichtiger Tatsachen für sich, und bis jetzt keine einzige gegen sich hat“.** Solange nicht etwas wirklich Besseres an ihre Stelle gesetzt ist, wird jede Vererbungslehre, welche ihre Probleme tiefer erfaßt, mit ihr zu rechnen haben.

Ergänzende Zusätze zum Haupttext.

Erster Zusatz zu p. 12.

Wie von Nägeli u. a. mit Recht hervorgehoben worden ist, kann die **Zelle** nicht als die einzige morphologische und physiologische Lebenseinheit bezeichnet werden, in welche sich der Körper der Pflanzen und Tiere zerlegen läßt. Wir nehmen vielmehr in der Zusammensetzung der lebenden Substanz eine lange Stufenfolge einfacherer und immer zusammengesetzter werdender, lebender Elementarteile an. Die Zelle ist also nur eine Stufe in der Organisation der lebenden Substanz.

Bei voller Anerkennung dieser Verhältnisse muß ich aber auch zugleich mit allem Nachdruck hervorheben, daß im ganzen Organismenreich die Zelle unter allen übrigen elementaren Einheiten sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Hinsicht als Einheit ganz besonders in den Vordergrund tritt. Für die Vererbungstheorie aber gewinnt die Zelle noch dadurch eine besondere Bedeutung, weil ja nachgewiesenermaßen die Einheiten, vermittelst welcher sich die Arten durch Fortpflanzung erhalten, Sporen, Ei und Samenfaden, von Pflanzen wie von Tieren, den Formenwert von Zellen haben.

Die Lehre von der „Artzelle“ habe ich zuerst in meinem Lehrbuch „Die Zelle und die Gewebe“ (I. Buch 1893, II. Buch 1898) aufgestellt. Ich verweise besonders auf das zweite Kapitel des zweiten Buches: Die organischen Individuen erster Ordnung, p. 8 u. 9.

Ich habe aus dieser Lehre schon damals die Erscheinungen der sexuellen und vegetativen Affinität zu erklären versucht, z. B. im dritten Kapitel, das von der „artgleichen Vereinigung" handelt (p. 20—26).

Auch manche, wie ich glaube, wichtige Konsequenzen wurden aus der Lehre von der Artzelle von mir gezogen, so die Konsequenz, daß Organismen mit „artungleichen Zellen" in ihrem gesamten Stoffwechsel und in allen ihren Zellenprodukten bis in das kleinste Detail sich voneinander spezifisch unterscheiden (p. 25), eine Konsequenz, die in der modernen Serumforschung eine glänzende Bestätigung gefunden hat. Eine zweite Konsequenz führte mich zu einer Revision und veränderten Fassung des „biogenetischen Grundgesetzes" (Kap. XIX, p. 271—276).

Seitdem habe ich die Lehre von den Artzellen bei verschiedenen Gelegenheiten weiter auszubilden versucht, sowohl in meiner „allgemeinen Biologie", welche als 2. Auflage des Lehrbuchs „Die Zelle und die Gewebe" 1906 erschienen ist, als auch in einigen kleineren Schriften, wie in dem Aufsatz der Internationalen Wochenschrift: „Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stande der Biologie" (1907). Das ursächliche Verhältnis, das zwischen der idioplasmatischen Organisation der Artzellen und dem aus ihr entwickelten vielzelligen Repräsentanten der Art besteht, habe ich dort als das **„ontogenetische Kausalgesetz"** bezeichnet.

Was von den Unterschieden zwischen den einzelnen Species, das gilt natürlich in gleicher Weise von konstanten Unterschieden zwischen mehreren Varietäten einer Art und von allen Unterschieden selbst individueller Art, so weit diese nicht während der Entwicklung und im Leben des einzelnen Individuums direkt durch äußere Einwirkungen hervorgerufen worden sind. Auch sie müssen in feinen, individuellen Besonderheiten des Idioplasma der Artzelle begründet sein. Um dieser Konsequenz der Lehre von der Artzelle und des ontogenetischen Kausalgesetzes einen Ausdruck zu geben, hat R. Fick (1907) die Bezeichnung „Individualplasma" vorgeschlagen. Er will durch sie zum Ausdruck bringen, „daß wohl für jedes Individuum eine spezifische, lebende, organisierte Plasmaart anzunehmen sei, in der alle Vorbedingungen für die ganze indivi-

duelle Entwicklung und die Entstehung aller ererbten und erworbenen individuellen Eigenschaften gegeben sind"

Zweiter Zusatz zu p. 13.

Ueber die Stellung und Bedeutung der Zelle im Bauplan und im Lebensprozeß des vielzelligen Organismus werden noch immer verschiedene Ansichten geäußert. Ich gehe daher auf diesen Punkt noch etwas näher ein, da seine Klarstellung für die Rolle, welche nach meiner Hypothese die Zelle als Träger erblicher Anlagen spielt, von Bedeutung ist.

In seinem kürzlich erschienenen, vortrefflichen Buch „Plasma und Zelle" hat M. Heidenhain (1907) die herrschende Zellentheorie der Gewebe als Bausteintheorie bezeichnet, und indem er sie verwirft, die Hoffnung ausgesprochen, daß an ihre Stelle in Zukunft eine umfassendere Strukturtheorie der lebenden Masse treten werde. Mit dem Wort „Baustein" hat Heidenhain eine Auffassung charakterisiert, welche ich nicht nur in diesem Aufsatz, sondern schon öfters ebenfalls als eine unzulängliche und unrichtige bezeichnet habe.

In einem Bau sind Bausteine zu einem Aggregat zusammengefügt; sie sind in einen rein äußerlichen Zusammenhang gebracht. Die Zellen dagegen stehen in dem zusammengesetzten Organismus in einer organischen Verbindung untereinander. Da dieselbe nach den auf p. 59—73 entwickelten Gesichtspunkten keine chemische ist, schlage ich vor, sie als **biologische Verbindung** zu bezeichnen. In dieser haben die Zellen in mehr oder minder hohem Grade Teile ihrer Autonomie an das Ganze abgetreten und werden von diesem in ihren Lebensäußerungen bedingt; sie sind, wie man sich auch ausdrücken kann, seine integrierten Teile geworden.

In diesem Sinne habe ich schon öfters in verschiedenen Schriften, so auch in dem XVII. Kapitel meiner „allgemeinen Biologie", die Streitfrage, welche sich betreffs der Wertung der Zelle durch die Literatur hindurchzieht, zu schlichten versucht. Gegenüber einem extrem cellulären Standpunkt, für den Heidenhain das Wort: Bausteintheorie geprägt hat, habe ich die Berechtigung scharf formu-

lierter Aeußerungen von Sachs, de Bary, Whitman, Rauber u. a. durchaus anerkannt; als solche zitiere ich den Satz von de Bary: „Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze", oder die Bemerkung Whitmans in seinem Vortrag über die Unzulänglichkeit der Zellentheorie: „Vergleichende Entwicklungsgeschichte belehrt uns auf Schritt und Tritt, daß der Organismus die Zellenbildung beherrscht, indem er für den gleichen Zweck eine, einige oder viele Zellen gebraucht, das Zellenmaterial zusammenhäuft und seine Bewegungen leitet und seine Organe formt, als ob die Zellen nicht existierten oder als ob sie sozusagen nur in völliger Subordination unter seinen Willen existierten."

In dieser Auffassung sehe ich aber durchaus keinen zwingenden Grund, das cellulare Prinzip fallen zu lassen, und daher habe ich wieder ergänzend in meiner Biologie hervorgehoben: „So verkehrt es ist, wenn man über der Beschäftigung mit den Zellen die Bedeutung des Ganzen, von welchem doch der Bestand und die Wirkungsweise der einzelnen Zellen abhängig ist, übersehen wollte, so wäre es nicht minder verfehlt, wenn man die Wirkungsweise des Ganzen erklären wollte, ohne dabei auf die Zusammensetzung aus Teilen in gebührender Weise Rücksicht zu nehmen. Das Ganze und die Teile gehören eben zusammen: „sie sind", wie Kuno Fischer vom allgemein philosophischen Standpunkt bemerkt, „ebenso wesentlich unterschieden als aufeinander bezogen Keiner der beiden Begriffe kann ohne den anderen gedacht werden. Das Ganze ist nur Ganzes in Rücksicht auf die Teile, in deren Verbindung es besteht. Die Teile sind nur Teile in Rücksicht auf ein Ganzes, zu dem sie sich als Teile verhalten. So fordert jeder der beiden Begriffe den anderen als notwendige Bedingung."

„Nach meiner Meinung sind daher die Schlagworte: „die Pflanze bildet Zellen" oder „die Zelle bildet die Pflanze" keine sich ausschließenden Antithesen. Man kann beide Redewendungen gebrauchen, wenn man nur das Verhältnis, in welchem die Zelle als der Teil und die Pflanze als das Ganze zueinander stehen, in der richtigen Weise erfaßt. Denn hierauf kommt es für das Verständnis der pflanzlichen und der tierischen Organisation an."

In wie hohem Maße die Autonomie der Zelle als integrierter Teil eines Organismus mehr oder minder eingeschränkt, ja fast aufgehoben werden kann, habe ich in meiner allgemeinen Biologie an einem Beispiel (p. 421) erläutert, welches die ganze Sachlage aufzuklären geeignet ist.

„Wenn ein Reiz, so führte ich daselbst aus, die Netzhaut trifft und momentan eine energische Bewegung veranlaßt, so wird er nach Regeln, die von vornherein feststehen, in unzähligen Nervenfibrillen zum Zentralorgan und von diesem weiter zu Tausenden von Muskelfasern fortgepflanzt, die sich sofort auf den Reiz verkürzen und ihrerseits wieder Sehnenfasern in Spannung versetzen, durch welche dann der Zug wieder auf die Knochensubstanz übertragen wird. Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, Sehnenfasern, Knochensubstanz sind vom Protoplasma zu besonderen Arbeitsleistungen gebildete Strukturteile. An ihnen spielt sich der durch den Reiz der Retina veranlaßte Prozeß ab. Dagegen sind, wenn wir von den Ganglienzellengruppen absehen, die Hunderttausende von Zellen, die als Kerne der Schwannschen Scheide den Nervenfibrillen anliegen, oder als Muskelkörperchen in die Primitivbündel, oder als Sehnenkörperchen zwischen die Bindegewebsfasern, oder als Knochenkörperchen in die Knochensubstanz eingelagert sind, nicht unmittelbar in irgendeiner Weise beteiligt. Offenbar hat hier die einzelne Zelle auf den durch den Reiz hervorgerufenen Enderfolg gar keinen Einfluß; denn dieser hängt lediglich ab von der bereits vorhandenen und zur Aktion bereiten, gesetzmäßigen Anordnungsweise von Strukturteilen, welche in der Entwicklung des ganzen Organismus begründet ist und welche auch in ihrem leistungsfähigen Zustand vom Ganzen aus erhalten wird."

„Natürlich ist hiermit nicht gesagt, daß die Kerne der Schwannschen Scheide, die Muskel-, Sehnen- und Knochenkörperchen für die zu ihnen gehörigen Protoplasmaprodukte etwas Ueberflüssiges seien. Vielmehr erhalten sie durch die nutritiven Prozesse, die sich in ihnen abspielen, die einzelnen Stücke des komplizierten Apparates in leistungsfähigem Zustand, indem sie durch das zu ihnen gehörige Protoplasma die Nerven-, Muskel-, Sehnenfibrillen und die Knochen-

substanz ernähren und, wo es erforderlich ist, auch bei veränderten Verhältnissen in entsprechender Weise gewissermaßen umbauen."

„Der vorstehende Gedankengang läßt sich in anderer Weise auch so ausdrücken: Der durch den Reiz der Retina hervorgerufene Enderfolg ist nicht durch einen Kompromiß der unzähligen dabei beteiligten Zellindividuen zu stande gekommen, sondern erklärt sich aus allgemeinen Gesetzen, die auf der ganzen Einrichtung des Organismus beruhen, dessen integrierte Teile die aufbauenden Zellen geworden sind."

Zwischen einem Aggregat von Zellen (Bausteintheorie) und einer **biologischen** Verbindung von Zellen, die zu Teilen eines Organismus geworden sind, besteht, um mich eines Vergleiches zu bedienen, ein ähnlich großer Unterschied wie zwischen einem Gemisch von 2 Volumen Wasserstoff mit 1 Volumen Sauerstoff auf der einen Seite und ihrer **chemischen** Verbindung zu Wassermolekülen auf der anderen Seite.

Dritter Zusatz zu p. 16.

Mit manchen Gedanken, die Weismann in seinem Buch über das Keimplasma ausgesprochen hat, stimme ich überein, mit seiner Annahme der Idioplasmatheorie von Nägeli, mit der Lokalisation des Idioplasma in die Kernsubstanz, mit seiner Auffassung einer außerordentlich komplizierten Organisation der Zelle, mit seinem Bestreben, die Erscheinungen der Erblichkeit durch die Annahme „elementarer Anlagen" unserem Verständnis näher zu bringen, in gewisser Hinsicht auch mit seiner schärferen Betonung des präformierten Charakters des Entwicklungsverlaufes. Trotzdem habe ich der Art und Weise, wie Weismann das Problem im ganzen und im einzelnen behandelt hat, in sehr vielen Punkten entgegentreten müssen, sowohl im ersten Heft meiner Zeit- und Streitfragen der Biologie, als auch im 19. Kapitel meiner „allgemeinen Biologie".

Indem Weismann eine Hypothese auszuarbeiten versucht hat, durch welche er den Entwicklungsverlauf und die Erscheinungen der Erblichkeit bis ins kleinste Detail erklären will, hat er sich von vornherein eine zurzeit ganz unlösbare Aufgabe gestellt. Der Che-

miker, welcher Konstitutionsformeln hochkomplizierter Moleküle ausarbeitet, und der Biologe, der eine Architektur des Keimplasmas ersinnen will, befinden sich in einer grundverschiedenen Lage. Der Chemiker geht von Einheiten, die sich wissenschaftlich genau kennzeichnen lassen, von den chemischen Elementen und den philosophischen Begriffen der Atome und Moleküle aus und findet bei der Untersuchung der Verbindungen eine sichere, wissenschaftliche Stütze in Maß- und Gewichtsverhältnissen und in den verschiedenen wahrnehmbaren Eigenschaften der Stoffe, die er durch Analyse und Synthese erhält. Auf was für schwankendem Boden aber der Biologe sich bewegt, das lehrt jede Seite der vorliegenden Schrift. Wenn schon bei dem grundlegenden Begriff „Idioplasma" oder Erbmasse und bei der Frage, welche Substanz in der Zelle als Idioplasma zu bezeichnen ist, die Ansichten namhafter Forscher so weit auseinandergehen, wie unsicher müssen dann erst hiervon abgeleitete Vorstellungen werden. So läßt sich z. B. nicht näher angeben, was im besonderen Fall eine elementare Anlage im Idioplasma ist, sondern wir müssen uns noch mit der Hoffnung tragen, daß vielleicht das tiefere Studium der Erscheinungen der Erblichkeit und daß Experimente über Bastardzeugung, wie die Mendelschen etc., uns in Zukunft dahin bringen werden, näher definieren zu können, was eine elementare Anlage ist.

Mit seiner bis ins kleinste ausgearbeiteten Hypothese, mit seinen Annahmen von Biophoren, Determinanten, Iden und Idanten und von ihrer Verbindung zu einer Architektur des Keimplasmas, mit seinen Annahmen von erbgleichen und erbungleichen Kernteilungen und von einer gesetzmäßigen Zerlegung des künstlichen Gebäudes durch den Entwicklungsprozeß hat Weismann im Grunde doch nichts weiter als lauter Scheinerklärungen geschaffen. Er legt soviel an Annahmen in das Keimplasma hinein, als er zu seiner Erklärung des Entwicklungsprozesses wieder aus ihm herausziehen will.

Mit Recht hat daher, wie ich in einem soeben erschienenen Werk „Vom Urtier zum Menschen" von Konrad Günther (1909, p. 202) lese, der französische Forscher Yves Delage die Weismannsche Keimplasmatheorie als eine „Koffertheorie" bezeichnet.

„Er meinte damit“, fügt Günther als nähere Erklärung hinzu, „daß es niemand wundernehmen könne, wenn man aus einem Koffer die Sachen herausnehme, die man vorher hineingelegt habe, und daß geradeso sich auch die Keimplasmatheorie die Erklärung der Ausbildung eines Organismus aus dem Ei leicht mache, indem sie einfach schon in das Ei alles, was den Körper auszeichne, — in Gestalt von Determinanten — hineinlege, um später bei der Entwicklung immer das heraustreten zu lassen, was sie brauche.“

Vierter Zusatz zu p. 36.

Es würde falsch sein, wenn man sich vorstellen wollte, daß dieselben 2 Idioplasmen, welche durch die Befruchtung zusammengeführt wurden, später durch die Reduktion einfach wieder voneinander getrennt würden. Nach den Ergebnissen der Bastardforschung ist der Vorgang ein komplizierterer. Wir müssen annehmen, daß innerhalb des Idioplasma die einzelnen elementaren Anlagen eine gewisse Selbständigkeit besitzen, und daß bei Vermischung zweier etwas differenter Idioplasmen sich neue Kombinationen von Merkmalspaaren bilden können. Wenn daher beim Reduktionsprozeß wieder eine Trennung des Doppelidioplasmas in zwei Hälften stattfindet, so erhalten die Keimzellen reduzierte Idioplasmen von etwas modifizierter Beschaffenheit. Die neuen Modifikationen sind durch gegenseitige Beeinflussung der Anlagepaare während der vorausgegangenen Entwicklungsperiode, durch Austauch von Anlagen zwischen den durch die Befruchtung verbundenen Erbmassen und durch neue Kombinationen von Merkmalen herbeigeführt worden.

Fünfter Zusatz zu p. 54.

Daß bei Annahme der Hypothese von der Lokalisation des Idioplasma in den Kernen auch dem Protoplasma bei der Vererbung von Eigenschaften eine Rolle zufällt, habe ich selbst bei verschiedenen Gelegenheiten hervorgehoben. Wie ich mir im Anschluß an de Vries diese Rolle vorstelle, darauf bin ich schon in meinem 1892 erschienenen Lehrbuch der Zelle und in der allgemeinen Biologie in einem besonderen Abschnitt, der die Ueberschrift: „Die Ent-

faltung der Anlagen" trägt, näher eingegangen. Indem ich die Frage erörtere, wie der Charakter einer Zelle durch das Idioplasma bestimmt wird, habe ich vor der dynamischen Hypothese von Nägeli der Annahme von de Vries, die er „intracelluläre Pangenesis" genannt hat, den Vorzug gegeben. Da ich Wert darauf lege, auch in dieser Beziehung nicht mißverstanden zu werden, gebe ich die betreffende Stelle aus meiner allgemeinen Biologie (p. 363) im Wortlaut wieder:

„Anstatt der dynamischen Hypothese nimmt de Vries eine Beeinflussung des Zellcharakters auf materiellem Wege an. Er denkt sich, daß in der im Kern enthaltenen Anlagesubstanz, während die meisten Bioblasten oder „Pangene" (de Vries) inaktiv bleiben, einige in Wirksamkeit treten, wachsen und sich vermehren. Dabei wandert ein Teil von ihnen aus dem Kern in das Protoplasma aus, um hier ihr Wachstum und ihre Vermehrung in einer der Funktion entsprechenden Weise fortzusetzen. Das Verlassen des Kerns kann aber stets nur derart geschehen, daß alle Arten von Bioblasten in ihm vertreten bleiben. De Vries nennt dies „Erblichkeit außerhalb der Zellkerne".

Durch die Hypothese der „intracellulären Pangenesis" wird der scharfe Gegensatz, der anscheinend durch die Idioplasmatheorie zwischen Kernsubstanz und Protoplasma geschaffen worden ist, ausgeglichen, ohne daß dabei der Grundcharakter der Theorie aufgehoben wird; es wird ferner der Weg gezeigt, wie eine Zelle die Gesamtheit der Eigenschaften des ganzen zusammengesetzten Organismus latent enthalten und dabei doch spezifisch funktionieren kann.

Die Ueberlieferung eines Charakters und seine Entwicklung sind, wie de Vries mit Recht hervorhebt, verschiedene Vermögen. Die Ueberlieferung ist die Funktion des Kerns, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasmas. Im Kerne sind alle Arten von Bioblasten des betreffenden Individuums vertreten, — daher ist er das Vererbungsorgan katexochen, — das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im wesentlichen nur die Bioblasten, welche in ihr zur Tätigkeit gelangen sollen und in einer entsprechenden Weise außerordentlich vermehrt sein können.

Wir haben daher zwei Arten der Vermehrung der Bioblasten zu unterscheiden, eine auf die Gesamtheit sich erstreckende, die zur Kernteilung und zur gleichmäßigen Verteilung auf die Tochterkerne führt, und eine gewissermaßen funktionelle Vermehrung, welche nur die in Aktion tretenden Bioblasten betrifft, auch mit stofflichen Veränderungen derselben verbunden sein wird und sich besonders außerhalb des Kerns im Protoplasma abspielt.

So lassen sich die verschiedensten Vorgänge im Zellenleben von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus als Lebensprozesse kleinster, organisierter, sich selbständig vermehrender, verschiedenartiger Stoffteilchen erfassen, die im Kern, „im Protoplasma und im organisierten Plasmaprodukt in verschiedenen Phasen ihrer Lebenstätigkeit vertreten sind“.

Sechster Zusatz zu p. 54.

Nachdem schon Benda die Frage aufgeworfen hatte, hat sich Meves zugunsten der idioplasmatischen Beschaffenheit der Mitochondrien in eingehender Weise ausgesprochen in einer soeben erschienenen Schrift: „Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen.“

Inwieweit ich seinen Standpunkt nicht teilen kann, geht aus den einzelnen Darlegungen in vorliegender Abhandlung, besonders auch auf p. 53—55 hervor.

Siebenter Zusatz, zu p. 57.

Wie weit die extrem chemisch-physikalische Richtung zuweilen über das Ziel hinausschießt und von vornherein ihre wissenschaftliche Aufgabe unrichtig faßt, zeigt als lehrreiches Beispiel die Behandlung des Befruchtungsproblems durch J. Loeb.

Bekanntlich teilt man in der Biologie die Vermehrungsweisen der Organismen in 2 Hauptgruppen ein: 1) in die Vermehrung (Fortpflanzung) auf geschlechtlichem und 2) auf ungeschlechtlichem Wege.

Die Vermehrung auf geschlechtlichem Wege oder die geschlechtliche Zeugung ist durch unzählige mikroskopische Untersuchungen,

die sich über 4 Jahrzehnte erstrecken, für das ganze Organismenreich in ihren wesentlichen Zügen genau festgestellt worden. Sie besteht in der Vereinigung von einer weiblichen mit einer männlichen Keimzelle, also von zwei Zellen, die von den Geschlechtsorganen zweier als männlich und weiblich unterschiedenen Individuen abstammen. Der wichtigste Vorgang bei der Zellenkopulation ist die Verschmelzung von Ei- und Samenkern. So wird aus zwei Zellen ein neues Lebewesen gebildet, welches die Eigenschaften von beiden Erzeugern erbt, da es sich ja aus lebender Substanz von beiden aufbaut.

Befruchtung nennt man bekanntlich die Einwirkung einer männlichen auf eine weibliche Keimzelle. Bei den meisten Organismen ist in der Natur die Einrichtung getroffen, daß die Eizelle, wenn sie nicht in einer bestimmten Zeit nach ihrer Reife befruchtet wird, sich nicht zu einem vielzelligen Organismus entwickeln kann, sondern abstirbt und zerfällt. Eine Ausnahme machen nur die Fälle der Parthenogenese oder Jungfernzeugung.

Die geschlechtliche Zeugung bietet uns in ihrem ganzen Ablauf ein klassisches, typisches Beispiel eines Vorganges, bei welchem alles, was für das Verständnis wesentlich ist, rein biologischer Natur ist. Gewiß werden, wie bei allen Lebensprozessen, auch bei der geschlechtlichen Zeugung begleitende chemische und physikalische Veränderungen zu beobachten sein, aber sie treten im Vergleich zum biologischen Vorgang ganz in den Hintergrund.

Den biologisch geschulten Forscher muß es daher sonderbar anmuten, wenn er seit einer Reihe von Jahren immer bestimmter behaupten hört, die Forschung sei jetzt auf dem besten Wege, ja es sei ihr sogar gelungen, nachzuweisen, daß die Befruchtung ein chemischer Vorgang sei, und daß sich die Wirkung der männlichen Keimzellen auf das Ei durch chemische Mittel ersetzen lasse. Die neue Lehre geht von dem amerikanischen Forscher J. Loeb aus, dessen Verdienste um die experimentelle Forschung ich anerkennend hervorheben möchte, da ich andererseits seinem Standpunkt und den aus seinen Experimenten gezogenen Folgerungen entgegentreten muß.

Von vornherein ist gleich mit Entschiedenheit zu erklären, daß es ein schwerer wissenschaftlicher Fehler ist, von einem Ersatz der natürlichen Befruchtung durch irgendein chemisches Mittel oder von einer „chemischen Befruchtung" zu reden. Denn ein Ersatz würde doch nur in dem Fall geschaffen sein, wenn der Experimentator auf künstlichem Wege eine männliche Keimzelle erzeugen, und durch sie mit neuem Idioplasma neue erbliche Eigenschaften auf das Ei übertragen könnte. Es würde sich um nichts Geringeres als um die Lösung des Homunculusproblems handeln (siehe auch p. 72).

Wenn man nun nachforscht, worauf Loeb seine Behauptung, die Befruchtung chemisch nachmachen zu können, eigentlich begründet, so sind es 2 Punkte. Erstens ist es ihm gelungen, durch Verwendung verschiedener chemischer Stoffe die Eizelle zur Bildung einer Dotterhaut zu veranlassen, wie eine solche bekanntlich als erste unmittelbare Folge der natürlichen Befruchtung entsteht und das Eindringen eines zweiten und dritten Samenkörpers verhindert. Schon vor etwa 30 Jahren habe ich selbst zum erstenmal an unbefruchteten Seeigeleiern auf experimentellem Wege eine Dotterhaut, welche der bei Befruchtung entstehenden genau glich, dadurch hervorgerufen, daß ich die Eier sehr kurze Zeit in Meereswasser brachte, in welchem eine Spur von Chloroform in feinsten Tröpfchen verteilt war. Mir schien damals das Experiment nicht mehr zu lehren, als daß das Ei durch verschiedenartige Reize zur Sekretion der Dotterhaut, für welche offenbar schon alles vorbereitet ist, veranlaßt werden kann. Auch jetzt bin ich noch dieser Meinung. Es scheint mir daher nicht viel Sinn zu haben, die durch chemische Mittel veranlaßte Bildung einer Dotterhaut als Nachahmung eines Teils des Befruchtungsprozesses, und sei es auch eines noch so unbedeutenden, zu bezeichnen.

Was den zweiten Punkt anbetrifft, so meint Loeb durch chemische Mittel den Befruchtungsvorgang insofern nachgemacht zu haben, als sich die chemisch behandelte Eizelle zu teilen und entwickeln beginnt. Hier ist hervorzuheben, daß es zum Erfolg der Befruchtung durchaus nicht als etwas Selbstverständliches hinzugehört, daß das Ei sich sofort zu teilen und entwickeln beginnt. Es gibt zahlreiche Fälle, in denen das befruchtete Ei monatelang in ein vollständiges

Ruhestudium eintritt (Wintereier der Crustaceen und Aphiden etc.) und dann erst infolge eines neuen, uns unbekannten Anstoßes zu geeigneter Zeit in die Entwicklung eintritt. Auf der andern Seite kann sich das Ei unter natürlichen Verhältnissen auch „ohne Befruchtung" teilen und entwickeln, wie die weit verbreitete Vermehrung der Organismen auf ungeschlechtlichem Wege, wie vor allen Dingen die bei Wirbellosen nicht seltene Parthenogenese lehrt. Somit läßt sich auch in der durch chemische Mittel erzeugten Teilung des Eies keine Nachahmung des Befruchtungsprozesses erblicken.

Wenn ich mein Urteil noch einmal zusammenfasse, so muß ich es in jeder Beziehung als wissenschaftlich unstatthaft bezeichnen, von einer chemischen Befruchtung zu reden und den Anschein zu erwecken, als ob es gelungen sei, den Befruchtungsprozeß, welcher der Typus eines biologischen Prozesses und als solcher sehr genau erforscht ist, aus chemischen Prinzipien zu erklären. Um so unstatthafter ist es, als J. Loeb nicht einmal versucht hat, auch nur in einem einzigen Fall durch exakte chemische Untersuchung des Eidotters die Natur der chemischen Veränderungen, die durch das chemische Mittel hervorgerufen sind, festzustellen. Bei der bekannten Schwierigkeit chemischer Untersuchungen der Eizelle werden wohl auch derartige Untersuchungen für die nächste Zukunft kaum zu erwarten sein.

Mein Standpunkt wird auch von anderen Biologen geteilt. Indem man einsieht, daß es unlogisch ist, von einer chemischen Befruchtung zu reden, hat man vorgeschlagen, die durch verschiedene chemische Eingriffe verursachte Entwickelung des Eies als künstliche oder experimentelle Parthenogenese, das heißt: Entwicklung ohne Befruchtung, zu bezeichnen. Hiermit ist den Loebschen Experimenten ihre richtige Stellung im System der Lehre von den Gesamterscheinungen der Vermehrung der Organismen angewiesen. Es bleibt uns daher nur noch Weniges zu bemerken übrig.

Einmal enthüllt sich die künstliche, chemisch hervorgerufene Parthenogenese vorwiegend als eine pathologische. Die Behandlung der Eier z. B. von Seeigeln mit $MgCl_2$, KCl, NaCl, $CaCl_2$, auch wenn sie nur eine vorhergehende ist und nach der Uhr genau festgesetzt wird, ist nicht etwa eine Wohltat für die Eier, eine Stärkung

und Erhöhung ihrer Lebensenergie; der Verlauf des Experiments lehrt, daß mit dem Teilungsreiz auch eine Schädigung hervorgerufen wird. Nur ein bald kleinerer, bald größerer Bruchteil der Eier beginnt sich zu entwickeln. Manche Eier sterben, nachdem sie es eben noch zur Zwei- und Vierteilung gebracht haben, ab; andere kommen über das Stadium der Blastula nicht hinaus. Nur ein Prozentsatz, der sich in den einzelnen Experimenten bald mehr, bald weniger günstig gestaltet, läßt sich bis zum Pluteus züchten.

In meiner zweiten und letzten Bemerkung will ich noch darauf aufmerksam machen, daß man Eizellen geeigneter niederer, wirbelloser Tiere (einiger Echinodermen, Würmer und Mollusken) nicht nur durch chemische Reize, sondern auch auf ganz anderen Wegen zur Teilung und Entwicklung (zu künstlicher Parthenogenese) bringen kann. So kann eine plötzlich hervorgerufene stärkere Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur entwicklungserregend wirken (Delage, Lillie). Mathews konnte ferner sogar durch die einfach mechanische Wirkung des Schüttelns es erreichen, daß sich aus unbefruchteten Seesterneiern Bipinnarialarven entwickelten.

Wenn daher J. Loeb seit einer Reihe von Jahren von „chemischer Befruchtung“ spricht, so würde man nach demselben Prinzip auch von einer „Wärme- und Kältebefruchtung“, ja sogar von einer „Schüttelbefruchtung“ sprechen können.

Achter Zusatz zu p. 85.

Obwohl Conklin sich in scharfen Worten gegen die „Nuclear inheritance theory“ ausgesprochen und sie mit der Lokalisation der Seele in der Zirbeldrüse verglichen hat, nimmt er sie doch in der Hauptsache an. Abgesehen von der auf p. 85 erwähnten Aeußerung referiert er auch auf p. 13 und 14 seines Vortrags die zu ihren Gunsten geltend gemachten Gründe und bemerkt zu ihnen: „Since that time many additional evidences that the chromatin is the seat of the inheritance material have been brought to light, only a few of which can be summarized here.“ Er verweist auf Boveris Ascarisarbeiten, auf Weismanns Reduktionsteilung, auf die Befunde ver-

schieden großer Chromosome durch Montgomery, Mc Clung, Paulmier, Wilson etc., auf die epochemachenden Entdeckungen von Mc Clung, Wilson und Stevans, daß in gewissen Insektengruppen der Dimorphismus der Geschlechter in Korrelation zu einem Dimorphismus der Chromosomen der Spermatozoen steht. Er bezeichnet die angeführten Beispiele als eine nur kleine Auswahl der vielen bemerkenswerten Entdeckungen, welche in den letzten Jahren betreffs der Chromosomen gemacht worden sind; wenn sie auch nicht die Wahrheit der Theorie der Vererbung durch die Chromosomen ihm zu beweisen scheinen, so sprechen sie doch nach seiner Meinung für die sehr große Bedeutung der Chromosomen bei dem Prozeß der Vererbung. So schließt denn Conklin diesen Abschnitt mit den Worten von Boveri (1907, p. 260):

„Nach all dem Gesagten dürfen wir, wie ich glaube, die Anschauung, daß die Uebertragung der spezifischen Merkmale von den Eltern auf das Kind durch die Chromosomen von Ei- und Spermakern geschieht, als eine Theorie bezeichnen, die eine Reihe gewichtiger Tatsachen für sich, und bis jetzt keine einzige gegen sich hat."

Neunter Zusatz zu p. 86.

Die sogenannte Isotropie des Protoplasma habe ich in verschiedenen Schriften, z. B. in meinem Lehrbuch der allgemeinen Biologie (2. Aufl., p. 362) mit unter den Argumenten zu gunsten der Hypothese, daß in den Kernen das Idioplasma von Nägeli lokalisiert ist, aufgeführt. Ich verstehe unter dem Wort Verhältnisse, von denen ich einige auch in dieser Schrift p. 37—38 erwähnt habe.

Gegen die Isotropie des Protoplasma haben sich namentlich in den letzten Jahren verschiedene Forscher auf Grund von interessanten Experimenten, die an den „Mosaikeiern" mancher Tierabteilungen gewonnen wurden, in entschiedener Weise ausgesprochen und ihr im Gegenteil die Lehre einer Vererbung von Eigenschaften durch das Protoplasma entgegengehalten.

So bemerkt Rabl in seinem Vortrage „Ueber die organbildenden Keimsubstanzen": „Die von Pflüger auf Grund mißverstandener

Experimente aufgestellte und von O. Hertwig mit großer Wärme verteidigte Lehre von der Isotropie des Eiplasmas kann also wohl durch die deskriptiven und experimentellen Untersuchungen der neueren Zeit als völlig widerlegt erachtet werden.“ In ähnlicher Weise wie Rabl schreibt auch Conklin: „Among specific objections may be mentioned the fact that the cytoplasm is not isotropic as Hertwig supposed, but rather that many fundamental differentiations are found in the cytoplasm of the egg at the time of fertilization and immediately after. As evidences of such differentiations may be cited, 1, polarity and symmetry, 2, differential cleavages, 3, positions and proportions of important organ bases, 4, various types of egg organization, 5, experiments in hybridization.“

Hiermit betrete ich ein Gebiet, auf dem mit besonderem Eifer seit einer Reihe von Jahren Beobachtungen und Experimente gesammelt und bald zugunsten bald zu ungunsten einer Lokalisation des Idioplasma in den Kernen verwertet werden. Die gegensätzlichen Auffassungen beruhen zum Teil auf einer verschiedenen Interpretation der Tatsachen, zum Teil aber auch auf Mißverständnissen. In letzter Hinsicht beginne ich daher gleich mit der Bemerkung, daß dem Wort „Isotropie des Protoplasma“, welches ich von Pflüger übernommen habe, von manchen Seiten ein ganz anderer Sinn beigelegt wird, als in welchem ich es gebrauche.

Wenn ich von Isotropie des Eiplasma spreche, so will ich mit diesem Ausdruck nicht behaupten, wie aus ihm gefolgert werden könnte, daß das Eiplasma etwa eine strukturlose Masse sei, oder daß es bei den verschiedenen Organismenarten keine ihm eigentümliche Organisation besäße. Wie ich schon 1894 in meiner Schrift „Präformation oder Epigenese“, um Mißverständnissen zu begegnen, hervorgehoben habe, verstehe ich „unter Isotropie des Protoplasma“ die Erscheinung, daß im Dotter des Eies keine besonderen organbildenden Keimbezirke vorhanden sind, sondern daß ein bestimmtes Stück Dottersubstanz je nach den Bedingungen in verschiedener Weise für den Aufbau des Embryos verwandt werden kann. Der Satz von der Isotropie ist also nur die Negation der von His ausgebildeten Lehre der organbildenden Keimbezirke und insofern ver-

trägt er sich recht wohl, ohne seine Berechtigung zu verlieren, mit der Tatsache, daß viele Eier polar differenziert sind und daß andere vielleicht sogar eine ausgeprägt bilateral symmetrische Organisation besitzen und daß durch diese Differenzierungen des Eiinhaltes der Ablauf der ersten Entwicklungsprozesse sein ganz bestimmtes Gepräge erhält.

Weit entfernt, die vom Dotter vieler Eier beschriebenen Eigentümlichkeiten der Organisation und die Ergebnisse der hierbei erzielten Experimente in Abrede stellen zu wollen, habe ich ihnen in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, in der allgemeinen Biologie und in anderen Schriften, soweit es sich um die Tatsachen und nicht um die auf ihnen begründeten Hypothesen handelt, wie ich glaube, in jeder Beziehung Rechnung getragen. Ich erkenne voll an, daß infolge der verschiedenartigen Ausbildung und Verteilung von Dottermaterialien in manchen Tierklassen die Eier eine polare Differenzierung, zuweilen auch eine bilateral symmetrische Organisation (Amphibien) besitzen, in anderen Fällen wieder wahrscheinlich nach einem radiären Typus (Ctenophoren) gebaut sind. „Die in der kugligen, ovoiden, zylindrischen Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse lasse ich einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf die ersten Stadien ausüben." „Erstens bestimmen sie," wie ich wörtlich aus meinem Lehrbuch anführe, „die mit einem hohen Grade von Gesetzmäßigkeit auftretenden Richtungen der ersten Teilebenen. Bei manchen Eiern (Amphibien, Ascidien, Cephalopoden etc.) bildet sich durch die ersten Furchungslinien ein sehr regelmäßiges Zellenmosaik aus, an welchem man eine linke und eine rechte Hälfte, ein vorderes und ein hinteres Ende in einer Weise, die der Orientierung des später erkennbar werdenden embryonalen Körpers entspricht, unterscheiden kann. Zweitens üben Form und Differenzierung der Eizelle einen Einfluß auf die Größe und Beschaffenheit der sich entwickelnden Embryonalzellen aus, drittens auch auf den Ort, von welchem spätere Entwicklungsprozesse ihren Ausgang nehmen, und auf die Richtung, in welcher sie sich vollziehen. So wird am meroblastischen Ei der

Fische, Reptilien und Vögel der embryonale Entwicklungsprozeß auf eine kleine Stelle des gewaltigen Eies, auf die Keimscheibe, beschränkt; von ihrem Rand geht die Gastrulaeinstülpung aus. Ebenso vollzieht sich die Urmundbildung am Ei der Amphibien stets an der Uebergangsstelle der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase innerhalb der sogenannten Randzone etc."

„Ja es lassen sich sogar, wie ich auf Grund von Experimenten vollkommen anerkenne, am Froschei noch genauere Lokalisationen vornehmen, indem der Bereich, wo die kleinsten und am raschesten sich teilenden Embryonalzellen liegen, zum Ort der Gastrulaeinstülpung wird. Ist dieser aber einmal gegeben, so ist über die Lage und Richtung, in welcher sich eine Reihe anderer Organdifferenzierungen vollziehen muß, entschieden, so über den Ort, an welchem sich die vordere Hirnplatte und das vordere Chordaende anlegen müssen; es ist gewissermaßen ein fester Kristallisationsmittelpunkt für die tierische Formbildung gegeben. Von beiden Enden der Urmundrinne aus setzt sich der Einstülpungsprozeß kontinuierlich fort und zieht einen Zellenbezirk nach dem anderen in die von einer kleinen Stelle aus eingeleitete Substanzbewegung mit allen ihren weiteren Folgen mit hinein."

In wie hohem Grade ich dem Plasmabau des Eies einen Einfluß selbst auf relativ späte Stadien der Entwicklung zuzuschreiben nicht abgeneigt bin, geht aus der Erörterung folgender Möglichkeit hervor: „Wenn man, durch äußere Momente geleitet, die Stelle erkennen kann, an welcher am Ei des Hühnchens oder des Frosches vor Beginn der Furchung das Protoplasma in stärkster Konzentration angesammelt ist, so kann man auch annähernd voraussagen, in welcher Gegend sich später die erste Urmundeinstülpung zeigen wird. Denn an dieser Stelle werden beim Furchungsprozeß später die kleinsten Zellen entstehen und wird weiterhin die Wand der Keimblase die zur Einfaltung geeigneteste Beschaffenheit annehmen."

„Bei manchen Tierarten kann man daher vor der ersten Teilung, wie von verschiedenen Forschern beobachtet worden ist, dem Ei ansehen, wie später der Embryo in ihm orientiert sein wird; man richtet sich hierbei nach der Form des Eies, nach kleinen, äußerlich

sichtbaren Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und nach anderen derartigen Merkmalen." Indem ich in dieser Weise die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhalts gegebenen Verhältnisse auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß ausüben lasse, räume ich der Theorie der organbildenden Keimbezirke von His, wie ich in meiner allgemeinen Biologie hervorhebe, eine gewisse Berechtigung ein; füge aber hinzu, daß man den richtigen Kern von präformistischen Vorstellungen, die sich leicht an ihn anhängen, reinigen müsse.

In ähnlicher Weise habe ich in vielen Schriften und bei den verschiedensten Gelegenheiten auf die Bedeutung hingewiesen, welche der Eistruktur zur Erklärung von manchen Erscheinungen der Ontogenese oder von experimentellen Eingriffen zukommt. In meiner Biologie trägt ein Abschnitt (p. 552) die Ueberschrift: „Die in den Spezialeigenschaften von Ei- und Samenzelle gegebenen, besonderen und mehr untergeordneten Faktoren des Entwicklungsprozesses."

Ferner habe ich den so ungleichen Ausfall der Experimente, je nachdem sie an Regulationseiern oder Mosaikeiern gewonnen wurden, ebenfalls aus der Eistruktur zu erklären gesucht. „Bei Ctenophoren, einigen Anneliden (Nereïs), Mollusken", heißt es in meiner Entwicklungsgeschichte (8. Aufl., p. 95), „lassen sich nicht, wie in den oben angeführten Beispielen, Ganzbildungen, sondern nur Larven mit bestimmten Defekten züchten, wenn man auf den ersten Furchungsstadien des Eies entweder die einzelnen Zellen voneinander trennt, oder eine, zwei und mehr Zellen durch Abtöten aus dem weiteren Entwicklungsprozeß ausschaltet. Im allgemeinen handelt es sich hier um Eier, aus denen schon nach wenigen Teilungen freilebende und hierzu schon früh entsprechend differenzierte Larven entstehen, die sich mit besonderen, sehr früh angelegten Wimperorganen fortbewegen. (Ctenophorenlarven, Trochophora usw.). Die Erklärung für das abweichende Verhalten scheint mir in der Richtung zu suchen zu sein, daß sich die isolierten Zellen infolge eines starren Baues ihrer Plasmas nicht den veränderten Bedingungen anpassen können, daß sie also in geringerem Maße die Fähigkeit zu regulatorischen

Abänderungen besitzen. Es scheint für sie in noch erhöhtem Maße zu gelten, was über die Form der Eier und die Differenzierung ihres Inhaltes (Eistruktur) schon ausgeführt worden ist. Vielleicht handelt es sich bei Ctenophoren und einigen Mollusken um spezielle Differenzierungen des plasmatischen Eibaues, in welche uns zum Teil noch ein genauerer Einblick fehlt. Keineswegs scheinen mir aber die abweichenden Ergebnisse die Annahme besonderer organbildender Stoffe im Sinne der Sachsschen Hypothese und ihre Lokalisierung an bestimmte Stellen im Eikörper notwendig zu machen."

Da die Ctenophoreneier von gegnerischer Seite als besonders beweiskräftiges Beispiel mit Vorliebe angeführt werden, habe ich in meiner Biologie noch eine besondere Analyse ihrer Organisation gegeben und bemerkt: „Das sehr große dotterreiche Ei von Beroë zeigt einen besonders gearteten Bau, indem große Deutoplasmakugeln, von feinen plasmatischen Scheidewänden getrennt, die zentrale Hauptmasse bilden, welche nur an der Oberfläche von einer dickeren Plasmarinde eingeschlossen ist. Bei der Zerlegung der zwei- oder vier- oder mehrgeteilten Eier erhält man daher Teilstücke, bei welchen die ganze Trennungsfläche außerordentlich arm an Protoplasma ist und dadurch in einen Gegensatz zur konvexen ursprünglichen Oberfläche steht. Da außerdem das Deutoplasma auch noch fast das gleiche spezifische Gewicht wie das Meerwasser hat — denn die Eier schwimmen im Wasser — zeigt das Teilstück längere Zeit gar kein Bestreben, sich abzurunden, wie auch Fischel besonders hervorhebt. Von der ursprünglich konvexen Oberfläche her wird allmählich das freiliegende Deutoplasma überwachsen und mit einer wahrscheinlich erst sehr dünnen Hautschicht überzogen. Auf der mangelhaften Ausbildung der letzteren und damit in letzter Instanz auf dem plasmatischen Bau des unbefruchteten Eies (vergleiche hierüber auch das in einem späteren Kapitel gesagte) wird es wohl beruhen, daß nur auf der Oberfläche des Teilstückes, welche der ursprünglichen Oberfläche des ganzen Eies entspricht, zunächst flimmernde Rippen und daher nur in reduzierter Zahl entwickelt werden."

Wie aus den etwas ausführlicher mitgeteilten Stellen hervorgeht, stelle ich weder die von vielen Autoren und von mir selbst be-

obachteten besonderen Strukturen des Dotters vieler Eier in Abrede, noch habe ich mich mit den Tatsachen in Widerspruch gesetzt, wie Rabl behauptet. Als isotrop habe ich das Eiplasma nur insoweit bezeichnet, als in ihm meiner Ansicht nach keine Substanzen räumlich nebeneinander verteilt sind, die in irgendeiner Weise als präformierte Organanlagen des späteren Embryo gedeutet werden könnten. Der strittige Punkt, in dem Conklin, Rabl und ich auseinanderweichen, besteht lediglich darin, daß wir die Eistruktur und ihre Beziehungen zur Idioplasmafrage in verschiedener Weise beurteilen. In bezug hierauf verweise ich auf den letzten Abschnitt dieser Schrift. Im übrigen bin ich gern bereit, den Ausdruck „Isotropie des Protoplasma" in Zukunft ganz fallen zu lassen, um jede irrtümliche Auffassung zu vermeiden.

Literatur.

v. Baer, C. E., Ueber die Zielstrebigkeit in den organischen Körpern. Reden und kleine Aufsätze vermischten Inhalts, II. Teil, Petersburg 1876, p. 227.

van Beneden, E., Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation etc., 1883.

Bernard, Claude, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 1878, p. 50. 51.

Boveri, Theodor, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904, p. 123.

— Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jena 1907.

Conklin, Edwin G., The mechanism of heredity. Science, Vol. XXVII, 1908.

— Organ-forming substances in the eggs of ascidians. Biological Bulletin, Vol. VIII, 1905.

Correns, C., Ueber Vererbungsgesetze. Vortrag, Berlin 1905.

Detto, Carl, Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. Biologisches Centralblatt, Bd. XXVII, 1907.

Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anatomie u. Physiol., Anat. Abt., Suppl., 1905.

— Ueber die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1907.

— Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch, Bd. XVI, 1907.

Heidenhain, Martin, Plasma und Zelle. Handbuch der Anatomie des Menschen von K. v. Bardeleben, Jena 1907.

Hertwig, Oscar, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrbücher, Bd. I, III u. IV, 1875, 1877, 1878.

— Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung, Jena, Oktober 1884.

— Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXVI, 1890.

— Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experim. Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLII, 1893.

— Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula, Wochenblatt für die akademische Welt, Jahrg. I, 1895.

— Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Sozialwissenschaft. Rede, Berlin 1899.

— Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert, Jena 1900. (2. Aufl. 1908.)

— Die Zelle und die Gewebe. Erster Teil 1893. Zweiter Teil 1898.

— Allgemeine Biologie, 2. Auflage, Jena 1906.

— Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stande der Biologie. Internationale Wochenschrift, Jahrg. 1, 1907.

— Richard, Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayer. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XVII, 1889.

Loeb, Jacques, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, 1906.

— Ueber den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Leipzig 1907.

Mendel, Gregor, Versuche über Pflanzenhybride. 2 Abhandlungen, 1865 u. 1869, herausgegeben von Erich Tschermak. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, No. 121, 1901.

Müller, Joh., Handbuch d. Physiologie des Menschen, Bd. II, 1840, p. 516, 517.

Morgan, Th. H., Regeneration (deutsch bearbeitet von Moszkowski). Leipzig 1907.

v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. 1, 1897.

Pflüger, E., Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. X, 1875, p. 300—344.

— Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXI, 1883, p. 313.

— Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Abhdl. II. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXII, 1883, p. 56—69.

Rabl, Carl, Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung, Leipzig 1906.

Sachs, Julius, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des bot. Instit. Würzburg, Bd. II, 1880.

— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882.

Schenk, F., Physiologische Charakteristik der Zelle, Würzburg 1899.

Strasburger, E., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884.

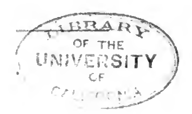
— Die stofflichen Grundlagen dei Vererbung im Organismenreich, Jena 1905.

— Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XLV, 1908.

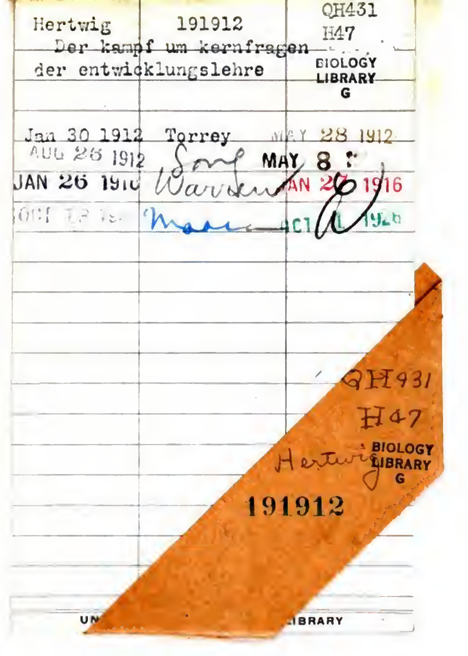
Verworn, Max, Prinzipienfragen in der Naturwissenschaft, Jena 1905.

de Vries, H., Intracellulare Pangenesis, 1889.

Weismann, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3478.


Hertwig
191912
QH431
H47
Der kampf um kernfragen der entwicklungslehre
BIOLOGY
LIBRARY
G
Jan 30 1912
Torrey
MAY 28 1912
AUG 26 1912
MAY 8
JAN 26 1916
JAN 26 1916
QH431
H47
BIOLOGY
LIBRARY
G
Hertwig
191912
LIBRARY



